Beiträge
zur
Embryologie der Monokotylen und Dikotylen.

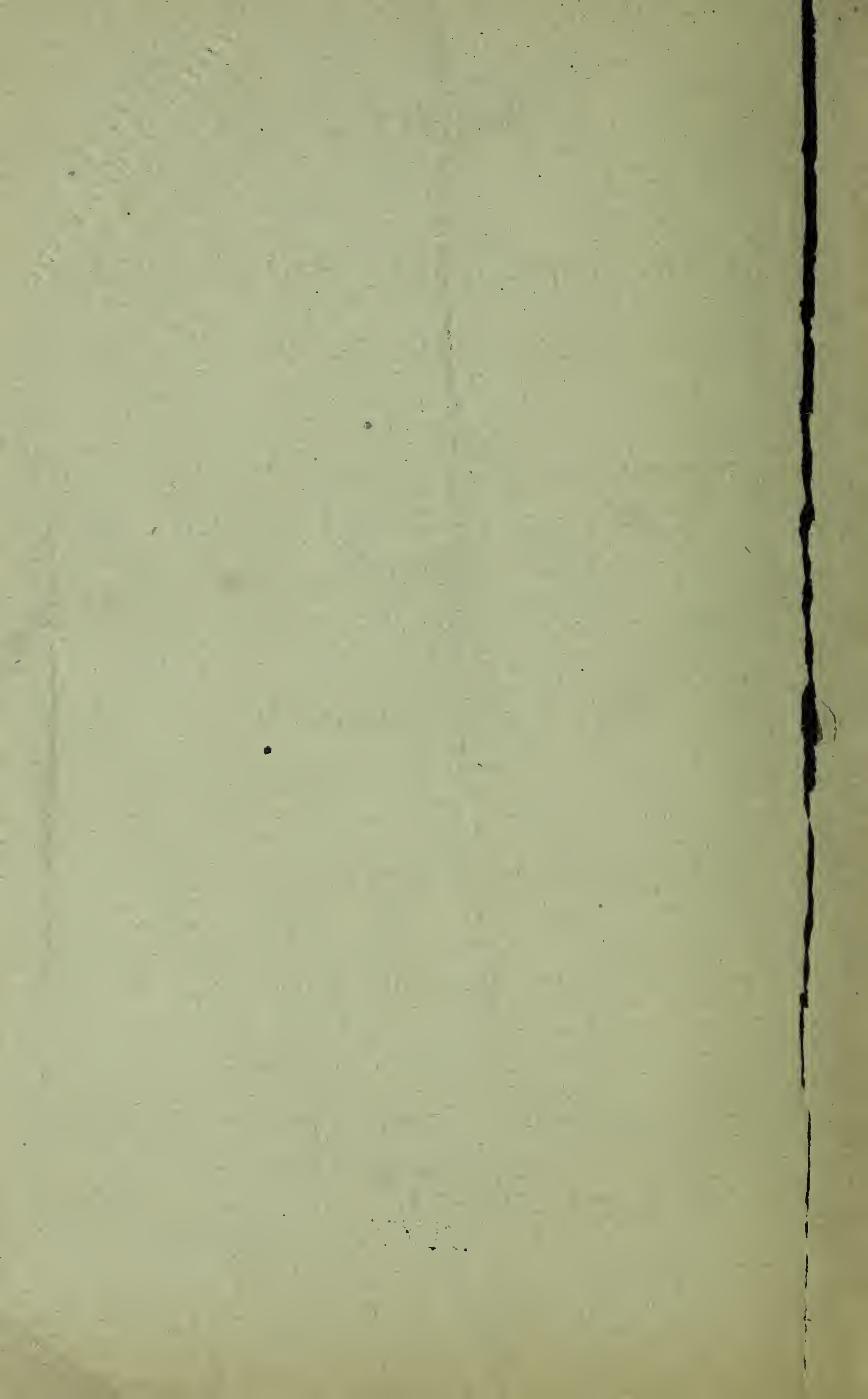
Inaugural-Dissertation, zur Erlangung der Doctorwürde
der hohen philosophischen Facultät
zu Leipzig

vorgelegt von

H. Emil Fleischer
aus Annaberg.

(Mit 3 lithographischen Tafeln).

Regensburg 1874.
Druck der Fr. Neubauer'schen Buchdruckerei (F. Huber).



Vita.

Ich wurde geboren am 28. Februar 1849 zu Annaberg. Mein Vater ist Ch. Heinrich Fleischer, Gelbgiesser daselbst. Nach dem Besuch der Bürgerschule meiner Heimath durchlief ich den Cursus der dortigen Realschule I. O. bis incl. Secunda, darauf den des Königlichen Schullehrerseminars ebendaselbst; Michaelis 1868 bestand ich die Schulamtscandidatenprüfung. Während des nächsten Jahres war ich zu Breitenbrunn bei Schwarzenberg, und während zweier weiteren Jahre zu Gablenz bei Chemnitz im öffentlichen Volksschulamte thätig; meine Mussestunden während dieser Zeit widmete ich infolge meiner Neigung zu den Naturwissenschaften und insbesondere zur Botanik, welche schon meine Lehrer in diesem Fache in der Heimat, Herr Professor Dr. Stössner, z. Z. Realschuldirector in Döbeln, und Herr Seminaroberlehrer Israel, z. Z. Seminardirector in Zschopau, mir eingeflösst hatten, vielfach dem systematischen Studium der einheimischen Flora. Meine Thätigkeit im letztgenannten Orte erlitt durch den Feldzug gegen Frankreich eine zehnmonatliche Unterbrechung.

Nach der Wahlfähigkeitsprüfung, welche ich Michaelis 1871 bestand, bezog ich die hiesige Universität, deren Bürgern ich bis jetzt zugehörte. Ich hörte während dieser Zeit philosophische, pädagogische, historische, germanistische, mathematische, vor Allem aber naturwissenschaftliche Vorlesungen, und arbeitete in dem botanischen Laboratorium unter der mir sehr förderlichen Leitung des Herrn Hofrath Professor Dr. Schenk. Durch den reichen geistigen Gewinn, der mir dadurch geworden, bin ich zahlreichen Lehrern dieser Hochschule zu tiefem Dank verpflichtet worden, welchen denselben auszusprechen ich an dieser Stelle gern Gelegenheit nehme.

Im November verflossenen Jahres unterwarf ich mich mit günstigem Erfolge der Prüfung für Candidaten des höhern Volks- und Realschulamts.

Leipzig, am 27. März 1874.

H. Emil Fleischer.

Beiträge zur Embryologie der *Monokotylen* und *Dikotylen*.

Von

E. Fleischer.

Die Embryologie der Pflanzen ist für die Lösung vieler Fragen aus dem Gebiete der Systematik sowohl, als auch der Morphologie und Physiologie von solcher Wichtigkeit, dass sie schon seit einer Reihe von Decennien das Interesse vieler Forscher gefesselt hat. Gleichwohl ist bis in die neueste Zeit ein nicht unwesentlicher Theil derselben fast vollständig brach liegen geblieben, nämlich derjenige, welcher sich mit der Feststellung und Vergleichung der einzelnen Entwickelungsschritte der Pflanze von dem Punkte an beschäftigt, wo letztere als Individuum zu existiren beginnt, und diese Entwickelung bis zu dem Ruhezustande im reifen Samen verfolgt.

Frühere Arbeiten haben in Bezug auf diese Periode der Entwickelung bisweilen ein, meist nur nebensächliches Interesse auf deren erste Stadien verwendet und betreffs der weiteren sich höchstens um die Ausbildung der äusseren Gestalt bekümmert,

ohne auf die Zelltheilungen und die Differenzirung der Gewebeschichten einzugehen. Erst die 1870 erschienene, sehr werthvolle Abhandlung Hansteins[1]) nimmt den Gegenstand in diesem Sinne ernsthaft in Angriff: sie beschreibt sehr ausführlich, die einzelnen Zelltheilungen genau feststellend, und mit Beigabe guter Abbildungen zunächst die Ausbildung des *Capsella*-Keimes, welche im Allgemeinen als das Schema einer regelmässigen dikotylischen Keimentwickelung hingestellt wird; dann, damit vergleichend, ziemlich eingehend die von *Oenothera nocturna* und *Nicotiana Tabacum*; minder ausführlich noch einige andere Dikotylen. Als Schema der Entwickelung der Monokotylen ist *Alisma Plantago* behandelt; damit sind einige Liliaceen, und *Atherurus ternatus* verglichen, und endlich ist in Rücksicht auf die wesentliche Verschiedenheit der Entwickelung des Embryo der Gräser von dem anderer Monokotylen noch die von *Brachypodium* sehr vollständig gegeben worden. Den Folgerungen, welche Hanstein aus seinen Beobachtungen zieht, muss man im Allgemeinen zustimmen; einzelne Punkte werden später besprochen werden.

Die frühere embryologische Literatur, deren bedeutendste Erscheinungen in Arbeiten von Brongniart, Meyen, Schleiden, Tulasne, Schacht, vor Allem aber von Hofmeister bestehen, ist von Hanstein in genügender Weise behandelt, und durchaus richtig beurtheilt worden, so dass ich mir hier darauf einzugehen ersparen kann; zumal dieselbe sich fast ausschliesslich mit den der eigentlichen Embryoentwickelung vorausgehenden Ereignissen beschäftigt, nämlich mit der Bildung der männlichen und weiblichen Befruchtungswerkzeuge, dem Befruchtungsakt und der Vorkeimbildung, sich aber nur in geringem Grade auf den hier weiter zu erörternden Gegenstand bezieht.

Es ist nicht der Zweck vorliegender Arbeit, eine Kritik der Abhandlung Hansteins zu sein, denn nach Allem, was ich bei meinen Untersuchungen gesehen, habe ich keinen Grund, an den von Hanstein dargestellten Thatsachen zu zweifeln. Es ist aber ohne Weiteres ersichtlich, dass eine so geringe Anzahl von Embryoentwickelungen, als Hanstein vorläufig seiner Darstellung zu Grunde gelegt hat, bei Weitem noch nicht eine Basis ist, welche genügen könnte, um daraus sichere Schlüsse auf die Ent-

---

1) J. Hanstein, die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. (Bot. Abhandlg. aus dem Gebiete der Morphol. und Phys. I Bd. I. Hft. Bonn 1870.).

wickelung sämmtlicher Angiospermen zu ziehen; deshalb hat Hanstein selbst den Wunsch ausgesprochen, dass noch weitere Untersuchungen in dieser Richtung unternommen werden möchten. Freilich werden auch die hier gebotenen, von den Hanstein'schen mehr oder weniger abweichenden Entwickelungsreihen noch lange nicht genügen, um jene ausreichende Basis herzustellen; sie wollen nur ein bescheidener Baustein zu diesem Werke sein.

Wenn Hanstein am Schlusse der aus seinen Beispielen gefolgerten allgemeinen Sätze sagt, „dass ihm nicht zweifelhaft sei, dass die Mehrzahl der hierhergehörigen Gewächse (d. i. der Monokotylen und Dikotylen) wesentlich die gleiche Entwickelungsart zeigen werden," so muss man dem wohl zustimmen; man darf aber dabei nicht vergessen, dass sonder Zweifel ausser dieser Mehrzahl noch eine grosse Minderzahl existirt, auf welche man bei der Unsicherheit des Schlusses von einer Erscheinung in der Natur auf die andere die Giltigkeit jener Sätze nicht ohne Weiteres ausdehnen darf. Es kommt dabei allerdings auf den Begriff an, den man mit dem Worte „wesentlich" verbindet; doch scheinen mir einige unten gegebene Embryobildungen nicht unwesentliche Abweichungen von jenen Hansteins zu enthalten, und namentlich geeignet zu sein, die breite Lücke einigermassen auszufüllen, welche zwischen den monokotylen und dikotylen Typen Hansteins noch geblieben ist, insofern, als sich zwischen denselben zwar eine Reihe von Analogien, aber keine eigentlichen Vermittelungen finden.

Das Gebiet, dem die in dem Folgenden dargestellten Embryoentwickelungen angehören, ist dasselbe wie bei Hanstein, es umfasst die Monokotylen und Dikotylen; die Gräser sind dabei unberücksichtigt geblieben, weil einige untersuchte eine so vollständige Uebereinstimmung mit dem von Hanstein so ausführlich beschriebenen Brachypodium zeigten, dass ihre Darstellung überflüssig erscheint (Zea Mays, Secale cereale u. A.). Hanstein unterscheidet an seinen sämmtlichen Beispielen in der behandelten Entwickelungsperiode drei Abschnitte: 1, die Bildung einer Zellkugel ohne alle äussere Differenzirung; 2, die Anlegung der Keimblätter; 3, die blosse Vergrösserung des Embryo. Wirklich schliessen die von Hanstein zu Beispielen gewählten Pflanzen schon in diesem Stadium ihre Entwickelung vorläufig mit der Samenreife ab (wenigstens was die Dikotyledonen betrifft); die künftige Hauptaxe ist höchstens eine sehr schmale und flache, kaum merkliche Erhebung zwischen den Kotyledonen, von dem

allgemeinen Dermatogen überzogen, unter welchem sich eine oder zwei Periblemreihen unterscheiden lassen. Da es aber eine Anzahl von Dikotylen giebt, welche bereits vor dem Ruhezustande im reifen Samen einen viel weiter gehenden Entwickelungsprocess durchlaufen, für welche sich an jene drei Abschnitte noch ein vierter anschliesst, so beabsichtige ich die Aufgabe der Untersuchung derart zu erweitern, dass auch dieser in ihren Kreis gezogen werden soll. Derselbe umfasst die Weiterentwickelung des Vegetationspunktes, die Anlegung von zwei oder mehr Stengelblättern, die Differenzirung zwischen hypokotylem Glied und Wurzel, und den Beginn der Bildung von Fibrovasalsträngen. Diese Vorgänge sind zwar als der Anfang des Keimungsprocesses für verschiedene Pflanzen, welche sie erst während jener Periode eintreten lassen, beschrieben worden; doch ist ihr Verlauf in diesen Fällen den wesentlich abweichenden Verhältnissen entsprechend etwas modificirt, und da es jedenfalls von Interesse ist, dieselben an einer Pflanze, wo sie noch zur Keimentwickelung gehören, einmal genau zu verfolgen, so soll dies hier an dem Beispiel von *Helianthus annuus* geschehen.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich im Folgenden niederlege, machte ich im Sommer 1873 und im Winter 1873/74 im botanischen Laboratorium zu Leipzig; das Material wurde dem botanischen Garten daselbst entnommen. Was die Methode betrifft, so empfiehlt sich die Freilegung der Embryonen unter dem einfachen Mikroskop, mittelst englischer, an der Spitze zweischneidig geschliffener Nadeln, die man leicht selbst herstellen kann. Es ist zweckmässig, die Spitze der Samenknospe mit der Mikropyle dabei zuerst vollständig zu entfernen. Das Durchsichtigmachen mittelst Kali und Essig- oder Chlorwasserstoffsäure gelingt nur bei jüngeren Embryonen; dem reifen Samen entnommene, und namentlich solche, welche Fett enthalten, werden weit klarer, wenn man sie sogleich in Chlorwasserstoffsäure, und dann in Glycerin legt. Um ein klares Bild der spätern innern Zustände von grösseren Embryonen zu erhalten, ist es aber durchaus nothwendig, dünne Längs- sowohl, als Querschnitte anzufertigen, und diese unter Umständen derselben Behandlung zu unterwerfen.

Ich beginne nun die Darstellung einer Reihe von Embryoentwickelungen, welche mir ein besonderes Interesse zu verdienen scheinen.

I. Monokotyledonen.

Ornithogalum nutans.

Wenn der Vorkeim von *Ornithogalum nutans* erst aus wenigen, etwa drei Zellen besteht, beginnt die dem Grunde des Embryosackes zugekehrte Endzelle desselben kugelig anzuschwellen (Fig. 1). Dann theilt sie sich, und zwar in den von mir beobachteten Fällen zuerst durch eine senkrechte Längswand (Fig. 2). Bald nachher treten in den beiden dadurch entstandenen, neben einander liegenden, halbkugeligen ZellenQuerwände auf, welche in einer Ebene liegen, so dass nun vier Zellen, je das Viertel einer Kugel darstellend, den Embryo zusammensetzen (Fig. 3); jenesEntwickelungsstadium, welches Hanstein Quadrantentheilung nennt. Inzwischen hat der Vorkeim ebenfalls noch wesentliche Veränderungen erfahren; er ist zwar einfacher Zellfaden geblieben, hat aber durch Quertheilung seine zwei Zellen auf sieben vermehrt; eine ziemlich in der Mitte, aber doch etwas nach der Mikropyle hin gelegene Zelle ist blasig erweitert. Seine letzte, an die Keimkugel angrenzende Zelle ragt schon früh ein wenig in diese hinein; sie theilt sich nun durch eine horizontale Wand, welche gerade in die Kugeloberfläche, sie vervollständigend, zu liegen kommt; die obere hierdurch entstandene Zelle ist damit dem Embryo einverleibt, während die andere, ausserhalb gelegene, Vorkeimzelle bleibt. In der Kugel bilden sich nun Längswände, welche auf den früheren senkrecht stehen und so jene in acht Zellen theilen. Oft schon ehe diese Theilung ganz durchgeführt ist, treten auch Zellwände auf, welche der Aussenfläche parallel sind, und rings um den Keimling herumlaufen, diesen in eine peripherische Zellenlage und Binnenzellen theilend; dadurch ist das Dermatogen desselben abgegliedert. Die vier Binnenzellen der unteren Hälfte theilen sich nun weiter durch Längswände, welche ebenso wie die inneren Wände der neben ihnen liegenden Dermatogenzellen sich auf die dem Vorkeim entstammende, hereingetretene Zelle aufsetzen, und jene vier in vier nach aussen, und vier innen gelegene Zellen theilen; auch in der obern Hälfte treten ziemlich regelmässig ähnliche Theilungen auf (Fig. 4).

Man erkennt bei Vergleichung ohne Weiteres, dass der ganze Vorgang so ziemlich Zug für Zug der von Hanstein als der bei den Dikotyledonen gewöhnlich vorkommende beschriebene ist; und wirklich ist man noch auf dem jetzt erreichten Punkte ver-

sucht, den Embryo von *Ornithogalum* für den einer den dikotylen Pflanzen zugehörigen Art zu halten. Aber schon die Abtrennung des Dermatogens, welche bei den Dikotylen sich vollendet, wenn die Keimkugel nur erst aus vier (mit den Dermatogenzellen natürlich acht) Zellen besteht, geht nicht präcis nach derselben Regel vor sich, und mit dem eben beschriebenen Zustande hat die grosse Aehnlichkeit mit den Dikotylen ihr Ende erreicht; denn von jetzt ab zeigen die weiteren Theilungen weniger Regelmässigkeit; es treten Wände in den verschiedensten Richtungen auf; die obere, d. i. die später den Kotyledon bildende Keimhälfte, welche bei den Dikotylen sehr zurückbleibt, schreitet in der Entwickelung ebenso rasch, ja rascher vorwärts als die untere; die Grenze zwischen beiden ist bald verwischt (Fig. 5). Es kommt sogar vor, dass manche von den Zellen, welche man als Dermatogen anzusprechen durchaus berechtigt war, sich vergrössern, und so theilen, dass sie noch Zellen nach innen abgeben; doch scheint dies Vorkommniss sich auf die obere Hälfte zu beschränken, wo überhaupt die Unregelmässigkeit am grössten ist. Die äusseren vier der oben erwähnten acht Binnenzellen der untern Hälfte geben natürlich das Periblem, die innern vier das Plerom; ob aber aus deren Nachkommenschaft nicht auch einzelne Zellen zu der andern Gewebeform hinübergerathen, lässt sich bei der vollständigen Verwischung der Grenze schwer feststellen; es ist sogar wahrscheinlich, dass dies vielfach vorkommt. In einer Beziehung setzt sich die Analogie mit der Ausbildung der Dikotyledonen noch bestimmter fort, nämlich in Bezug auf das Schicksal der nachträglich dem Vorkeim entnommenen Anschlusszelle. Diese ragt convex in das Innere der Keimlingsmasse hinein, und theilt sich abermals durch eine horizontale Wand (Fig. 5). Die untere der dadurch entstandenen zwei Zellen stösst auf beiden Seiten an die Zellen des Dermatogens, dieses nach unten abschliessend, und gehört ihm auch fernerhin an; die obere liegt zwischen den untern Periblemzellen, und liefert, indem sie sich senkrecht theilt, dessen untere Schlussgruppe, welche bei der Weiterentwickelung die Rolle der Initialen desselben übernimmt. Die fernere Ausbildung des Embryo unterscheidet sich nicht wesentlich von den anderen Monokotylen, nur dass die am untern Ende herrschende Ordnung und Vertheilung der Zellen aufrecht erhalten wird. Die obere Keimlingshälfte entwickelt sich stärker als die untere, so dass sie an Masse bald diese überwiegt. Eine Stelle der Oberfläche, etwa der Grenze zwischen

beiden, nun ungleichen Hälften entsprechend, bleibt zurück, so dass sie erst eine flache Vertiefung bildet, dann nach und nach in das Innere versenkt wird. Die so entstandene Höhlung bleibt nach aussen offen; die Oeffnung bildet ein Oval, dessen grosse Axe anfangs von oben nach unten, später querüber liegt, mit einer leichten Falte am obern Rande. Im Grunde der Vertiefung bildet sich die künftige Axe, zuerst als geringe, durch Vermehrung der unter dem Dermatogen gelegenenen Zellen hervorgebrachte Erhebung, schräg nach oben, nach der Oeffnung gerichtet. Eine leichte, an ihrer äussern Seite auftretende Hervorragung deutet noch von der Samenreife das erste Stengelblatt an. Die obere Keimlingshälfte wird in ihrer ganzen Ausdehnung zum Keimblatt.

Die Ausbildung der Wurzelhaube ist, da das Dermatogen durch die untere Tochterzelle der Anschlusszelle schon früh am untern Ende abgeschlossen ist, natürlich eine regelmässige, der Haubenentwickelung der Dikotylen entsprechende. Nachdem diese Zelle sich senkrecht in zwei Dermatogenzellen getheilt hat, treten in diesen horizontale Wände auf, welche sie in zwei obere, Dermatogenzellen bleibende, und zwei untere Zellen theilen, welche die ersten der Wurzelhaube sind. Durch Wiederholung dieses Vorgangs entstehen mehrere Schichten von Haubenzellen, welche sich dadurch verlängern, d. h. einen immer grössern Theil des untern Keimlingsendes umkleiden, dass ausser jenen vier (im Längsschnitt gesehen zwei) untersten Dermatogenzellen auch die rings um sie herum liegenden in immer weiteren Kreisen theilnehmen an der die Haubenzellen liefernden Tangentialtheilung. Zur Zeit der Samenreife sind ungefähr sieben Schichten von Haubenzellen auf solche Weise entwickelt worden; die äussersten, an den Vorkeim angrenzenden dieser Schichten aber haben nach und nach die regelmässige Anordnung verloren, und ihre Wände quellen in Wasser stark auf; in Kali ist die Quellung eine noch bedeutendere.

Auch in dem Wurzelende selbst, innerhalb des Dermatogens, und weiter nach oben, bis gegen den Vegetationspunkt hin ist während dieser Vorgänge im Vegetationspunkt und in der Wurzelhaube die Organisation zu ziemlicher Regelmässigkeit gelangt. Neu auftretende Theilungswände fallen immer häufiger einerseits in die Längsrichtung des Embryo, parallel seiner Oberfläche, andererseits in die auf dieser senkrechte, querlaufende; das ganze Gewebe ordnet sich immer weiter nach oben in immer

deutlichere Reihen. Die Zellen der mittleren Reihen erleiden dabei häufigere Längs-, die der äussern häufigere Quertheilungen; jene werden dadurch lang prismatisch, diese breit, kubisch. Schliesslich erkennt man mit Sicherheit im Querschnitt wenig oberhalb des Wurzelvegetationspunktes in der Mitte ca. sieben Kreise von Pleromzellen, welche von etwa sechs Periblemringen umgeben sind. Der Längsschnitt zeigt, dass die sechs Periblemreihen auf jeder Seite von einer kleinen Gruppe von Zellen auslaufen, welche in einfacher Lage, bisweilen sich an einer Stelle, oder auch ganz, verdoppelnd, unmittelbar dem unteren Dermatogen in der Mitte aufliegen, und die Periblеminitialen sind, welche aus der obern Tochterzelle der Anschlusszelle gebildet wurden. Die seitwärts von ihnen ausgehenden, sich nach oben umbiegenden Reihen vermehren durch Längstheilung einzelner von ihnen ihre Zahl sehr schnell nach aussen und oben hin, so dass schon in der Entfernung von etwa einem Dutzend Zellen, in einer Reihe von den Initialen an fortgezählt, sechs Reihen neben einander herlaufen. In den Pleromreihen dagegen ist es selten, dass eine Reihe nach oben hin sich in zwei theilt; den weiter oben zu unterscheidenden vierzehn Reihen entsprechen zehn Plerominitialen, welche auf den Periblеminitialen aufsitzen. Auch in dem Keimblatt ist die früher dort herrschende Allwärtstheilung nach und nach in eine Würfeltheilung und Reihentheilung übergegangen, so dass die Zellen dort ziemlich regelmässig angeordnet sind, aber ohne dass man im Innern zwei gesonderte Gewebegruppen unterscheiden könnte. Das Dermatogen aber überzieht gleichmässig den ganzen Keimlingskörper, mit Ausnahme der die Wurzelhaube liefernden Region nur sich selbst vergrössernd, indem seine Zellen sich ausschliesslich durch radial gestellte Wände theilen, welche meist der Längs- und der Querrichtung des Keimlings parallel orientirt sind.

Der Embryo hängt bis zur Reife noch immer dem Vorkeim an; doch hat letzterer für ihn längst seine Bedeutung verloren. Eine Veränderung des Vorkeims von dem oben beschriebenen Zustand ab findet nur noch insofern statt, als seine oberen, an den Embryo angrenzenden Zellen eine Längstheilung erleiden.

Ornithogalum nutans zeigt also eine Entwickelung, welche in Bezug auf die Abtrennung vom Vorkeim, die ersten drei bis vier Arten der Zelltheilung, das Schicksal der Anschlusszelle und die Ausbildung der Wurzelspitze der bei den Dikotyledonen gewöhnlichen ausserordentlich ähnlich ist, und zwar ähnlich in

einem ganz andern Sinne, als die von *Alisma*. Es werden nicht drei Zellen nach einander vom Vorkeim abgetheilt, sondern zunächst nur eine, und wesentlich später eine zweite; die erste liefert aus ihren beiden Hälften den kotylischen und den hypokotylischen Keimtheil, die zweite die Initialen des Periblems, des Dermatogens und der Wurzelhaube. Die ersten Wände stehen in den aufeinanderfolgenden Keimetagen nicht um 45 Grad etwa gekreuzt, sondern liegen in derselben Ebene. Das Dermatogen wird nicht erst nach Ausbildung einer grössern Zellmasse, sondern schon dann abgegliedert, wenn der Embryo erst aus vier (oder durch die zweite Längstheilung acht) Zellen besteht; auch Periblem und Plerom wird in der untern Keimhälfte unmittelbar darauf, wenn auch noch nicht endgültig, geschieden; die Uebereinstimmung mit den Dikotylen in der Verwendung der Anschlusszelle und der Bildung der Wurzelhaube ist ohne Weiteres klar.

Dass eine solche Entwickelung bei einer den Monokotylen zugehörigen Pflanze vorkomme, ist nach Hansteins Beobachtungen nicht etwa unmöglich; im Gegentheil, Hanstein selbst stellt an einer solchen einen Vorgang dar, welche einige Züge derselben an sich trägt, nämlich an *Atherurus ternatus.*[1]) Auch hier sondert sich zunächst nur eine Zelle vom Vorkeim ab, und wird zuerst durch eine senkrechte Wand getheilt. Allein damit hört auch die strenge Dikotylenähnlichkeit auf; es kommen bereits vor der Bildung von horizontalen Wänden solche von schrägen, annähernd senkrechten in den beiden Tochterzellen vor, die ganze Entwickelung trägt schon von diesem Punkte an den bei den Monokotylen gewöhnlichen Charakter der Unbestimmtheit und Unregelmässigkeit in Bezug auf die Reihenfolge und die Lage der entstehenden Zelltheilungswände. Auch in den früheren Arbeiten über Embryologie finden sich Abbildungen und Beschreibungen von Monokotylenembryonen, welche den gleichen, oder einen ähnlichen Entwickelungsgang wenigstens für den Anfang zeigen; es seien davon nur ein paar Beispiele erwähnt. Hofmeister[2]) giebt in seiner ersten Abhandlung auf Tafel VI in Fig. 17 b eine sehr deutliche Abbildung eines Embryo von *Hemerocallis lutea*, welche sehr schön die Quadrantentheilung der obersten Zelle, die primäre Entstehung der Längswand (welche eine

1) S. Hanstein a. a. O. S. 46, u. Tafel 13.

2) Hofmeister, die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig 1849.

gerade Linie bildet, was in Bezug auf die Querwände nicht der Fall ist), und darunter etwas verbreitert und mit der Mitte in die Embryokugel hereinragend die oberste der vier tafelförmigen Vorkeimzellen zeigt. Ich führe zunächst gerade dieses Beispiel an, weil es ebenfalls den Liliaceen angehört, wie auch *Ornithogalum*, während ja Hanstein an andern Liliaceen andere unregelmässigere Vorgänge beobachtet hat, und von *Funkia* solche abbildet; während seine beiden Zeichnungen von *Asphodeline* allenfalls auf eine regelmässige Entwickelung schliessen lassen. Die in derselben Abhandlung Tafel II, Fig. 8—16 gegebenen Abbildungen von *Orchis Morio* und *Gymnadenia odoratissima* sind, namentlich was Fig. 8, 14 und 16 betrifft, auch schwer anders als durch Annahme eines ähnlichen Vorgangs zu deuten.

In seinen neuen Beiträgen[1]) giebt Hofmeister eine Anzahl ganz deutlicher Abbildungen von monokotylen Embryonen, welche ebenfalls sich in einem Stadium befinden, das die ersten Zelltheilungen im Embryo zeigt, und welche nun zwar nicht die für *Ornithogalum* beschriebene regelmässige Theilungsweise erkennen lassen, an welchen es aber ebenso unmöglich ist, anzunehmen, dass die dort gezeichneten Zellen aus drei nach einander vom Vorkeim abgetrennten Zellen hervorgegangen seien. Am natürlichsten erklären sich diese Figuren durch die Annahme eines wirklich vielfach vorkommenden Verlaufes der ersten Theilungen, welcher zwischen beiden die Mitte hält: Eine anfänglich vom Vorkeim abgeschiedene Zelle theilt sich durch verschieden, meist schräg gelegene Scheidewände, und liefert den grössten Theil der Embryokugel; eine zweite, später hinzutretende vervollständigt diese. Bei vielen andern Abbildungen Hofmeisters dagegen ist die Entstehung aus drei Vorkeimzellen deutlich. Man vergleiche für erstern Fall die Abbildungen von *Ruppia maritima*, Taf. II. Fig. 5; *Crinum capense*, XIV, 9 b; *Czackia Liliastrum*, XIX, 3; *Crocus vernus*, XXIII, 23 b und 24.

Dass auch die frühe Abgliederung des Dermatogens, wie sie bei *Ornithogalum* vorkommt, nicht im Kreise der Monokotylen auf dieses beschränkt ist, zeigen ebenfalls eine Reihe der Abbildungen Hofmeisters in derselben Schrift. Fig. 12 auf Taf. XIII zeigt einen Embryo von *Habranthus chilensis* mit entwickeltem Dermatogen, der im Ganzen erst aus 15 Zellen besteht; in

1) Hofmeister, neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abhdlgn. der Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. VII. 1861.

Fig. 12, Taf. XX einen desgleichen aus 26 Zellen von *Puschkinia scilloides*. Es finden sich also in Figuren von Entwickelungsanfängen verschiedener Arten einzelne Züge von Dikotylenähnlichkeit wieder.

Auch die Beschreibung der Entwickelung von *Crocus vernus*, welche Hofmeister in einer spätern Abhandlung[1]) giebt, gehört hierher, bis an die Stelle freilich nur, wo er von dem Nachobenrücken und der nun vorwiegenden Entwickelung einer Scheitelzelle spricht.

Endlich ist zu erwähnen, dass auch ältere Beobachtungen über die Embryobildung von *Ornithogalum nutans* selbst vorliegen; in dem Streite über die Entstehung des Embryo aus dem Pollenschlauch, oder aus den Keimbläschen hat es beiden Parteien zum Untersuchungs- und Beweisgegenstand dienen müssen, und es sind bei dieser Gelegenheit auch einige Beobachtungen und Zeichnungen über die ersten Zelltheilungen des Embryo gemacht worden; aber eben hierin liegt der Grund, dass letztere nur theilweise im Stande sind, auf unsre hier gestellten Fragen Auskunft zu geben.

Schacht giebt in seiner Preisschrift[2]) Taf. II, Fig. 5—10. Abbildungen von *Ornithogalum nutans*. 5 zeigt nur ein Keimbläschen (oder, nach Schachts damaliger Ansicht, das angeschwollene Ende des Pollenschlauchs); 6 zeigt drei aufeinanderfolgende Vorkeim-Zellen davon abgetheilt; 8 zeigt ebenfalls drei Vorkeim-Zellen; 7 und 10, welche eine grössere Zellengruppe darstellen, sind augenscheinlich in der Oberflächen-Ansicht gezeichnet, so dass die gezeichneten Zellen sämmtlich Dermatogenzellen sind; dies ist sehr erklärlich, da Schacht (nach seinen Angaben über seine Methode) nie Chemikalien zum Durchsichtigmachen des Embryo verwendet hat. Fig. 9 endlich, offenbar im optischen Längsschnitt gezeichnet, zeigt sehr schön die kugelig angeschwollene Endzelle, allerdings zuerst quer getheilt, und darunter eine enge, von dem übrigen Vorkeim abtrennende Zelle. Eine seitliche Abtrennung einer kleinen Zelle (a in Fig. 6 und 8) habe ich nirgends gesehen.

Ferner giebt Tulasne in seiner Abhandlung über Embryologie aus dem Jahre 1855[3]) einige Abbildungen von *Ornithogalum*,

1) Hof., Embryobildg. der Phanerogamen. Pringsheims Jahrb. I. Bd. S. 164.

2) H. Schacht, Entwickelungsgeschichte des Pflanzenembryo. Amsterdam 1850.

3) Tulasne, Nouvelles études d'embryogénie végétale. Annales des sciences nat. S. IV, T. IV; s. Taf. XVIII, 9—13.

die ziemlich getreu sind. Fig. 9 und 11 zeigen über einer engeren Halszelle die noch ungetheilte, kugelige Endzelle des Vorkeims; 10 zeigt letztere in Quadrantentheilung; 12 gleichfalls, doch ist hier durch Theilung der nächsten Vorkeimzelle auch bereits die Anschlusszelle gebildet, und in die Kugel hereingerückt. 13 endlich giebt einen älteren Embryo in Oberflächenansicht wieder. Im zugehörigen Texte erwähnt Tulasne von den Zelltheilungen im Embryo nichts (S. 99 das.)

Ornithogalum nutans ist also eine Art, welche von vorn herein einen sehr bestimmten, dem der meisten Dikotylen ausserordentlich ähnlichen Bauplan verfolgt, und diesen Plan nur, so zu sagen, zu vergessen scheint in ihrer spätern Entwickelung und in Bezug auf die innern und obern Theile; trotzdem dass andere Liliaceen (auch von mir untersuchte, z. B. *Fritillaria*) auch in ihren ersten Entwickelungsschritten und in der Ausbildung des Wurzelendes viel unbestimmter verfahren.

Es sei nun hieran das Bild einer Entwickelung geknüpft, welche, soweit im Gebiet der Monokotyledonen überhaupt Gegensätze vorkommen, in den meisten Beziehungen in geradem Gegensatz zu der soeben beschriebenen steht, nämlich der von

Leucojum aestivum.

Die erste Anlage des Embryo dieser Pflanze ist ganz die, welche Hanstein als die für Monokotylen gewöhnliche hinstellt. Drei Zellen sondern sich nacheinander vom Vorkeim ab, welche sich dann durch verschieden orientirte, in den meisten Fällen zunächst senkrechte Wände theilen. Ein paar gute Abbildungen dieses Zustandes giebt Hofmeister in seiner ersten Schrift: Die Entstehung des u. s. w. Taf. VI. Fig. 19b und 20. Die zahlreichen Abbildungen, welche seine „Neuen Beiträge u. s. w.“ II, Taf. XIII Fig. 13—27, und die Beschreibung in „Embryobildung der Phanerogamen,“ Pringsh. Jahrb. I. Bd., S. 159 für *Leucojum vernum* enthalten, beziehen sich ausschliesslich auf die der eigentlichen Embryoentwickelung vorausgehenden Thatsachen, namentlich die Befruchtung.

Das oben Gesagte ist aber Alles, was sich mit einiger Bestimmtheit über den Anfang der Bildung des Embryo sagen lässt. Von jetzt ab verlaufen die weiteren Theilungen mit einer Unregelmässigkeit, welche es durchaus unmöglich macht, noch irgend eine Regel für einen weiteren Schritt als allgemein gültig, oder auch nur in den meisten Fällen zutreffend hinzustellen. Sämmt-

liche Zellen des Keimlingskörpers sind in Allwärtstheilung begriffen; es gelingt nicht, zwischen den einzelnen Keimetagen zu unterscheiden, und etwa in dem hypokotylen Theil vorzugsweise Reihentheilung herauszufinden; das Ziel der Zelltheilungsarbeit ist überall kein anderes, als eine Masse von nach Form und Lage durchaus unbestimmten Zellen herzustellen. Die Zellenmasse ist Anfangs noch oval, mit der grossen Axe von oben nach unten; dann nimmt sie reine Kugelform an, welche sie ziemlich lange beibehält. Erst wenn der Embryo aus vielen hundert Zellen besteht, geschehen die ersten Schritte zur Differenzirung durch Anfang der Dermatogenbildung. Einzelne oberflächlich gelegene Zellen erhalten eine Theilungswand, welche eine flache, oberflächlich gelegene Zelle abscheidet, die nun als Dermatogenzelle zu betrachten ist. Dieser Process geht aber sehr langsam vor sich, so dass von dem Anfang bis zur Beendigung der Dermatogenbildung der Embryo abermals eine längere Entwickelungsperiode durchläuft, und sich wesentlich vergrössert. Auch geschieht es sehr oft, dass die so entstandenen Dermatogenzellen sich wieder stark in radialer Richtung grössern, und sich noch ein, vielleicht mehrmals tangential theilen, und Zellen nach innen abgeben, so dass sie ihrem Dermatogencharakter wieder untreu werden. Nachdem endlich eine regelmässige Dermatogenlage rings um den nun Tausende von Zellen enthaltenden Keimkörper hergestellt ist, beginnt derselbe sich vorwiegend in die Länge zu strecken, und zwar so, dass die Basis etwas breiter bleibt, als das spätere Keimblatt, welches eine, oben abgerundete Kegelform erhält. Gleichzeitig zeigt sich in dem untern Keimlingsende in der innern Zellenmasse der Anfang einer regelmässigen Anordnung. In den der Oberfläche nächsten Lagen treten neue Theilungswände vorzugsweise parallel dieser Fläche auf, so dass in dem Kugelsegment, welches dieser Theil bildet, nach und nach Zellschichten zu Stande kommen, welche später die Wurzelhaube constituiren. Oberhalb dieser Zone, und rings um die geometrische Axe des Körpers liegt eine Stelle, deren Zellen ihre unbestimmte Gestalt und Lage behalten; es ist dies die Zellgruppe, aus welcher sich die Initialen der verschiedenen Gewebegruppen herausbilden. In der von hier aus senkrecht und schräg nach oben liegenden Zellmasse ist die Theilgungsweise eine vorzugsweise senkrechte, so dass strahlig von der Gegend des spätern Wurzelvegetationspunktes ausgehende Reihen lang prismatischer Zellen sich bilden, welche ihre Bestimmung zu

Pleromreihen verrathen. Auch die, letztere mantelförmig umgebende Zellenmasse, welche später Periblem wird, theilt sich mehr und mehr in solcher Weise, dass die allmälig sichtbar werdenden Reihen von jenem Punkte auszugehen scheinen. Die Grenzen zwischen den einzelnen Gewebegruppen anzugeben, eine bestimmte Zellreihe als die äusserste des Pleroms, oder die innerste des Periblems zu bezeichnen, ist aber noch lange unmöglich; es sind nur die Zellen des spätern Periblems etwas kürzer und breiter im Allgemeinen, als die des Pleroms.

Auch die Zellen der Dermatogenkappe, welche den eigentlichen Wurzelkörper gegen die Haube hin abschliessen soll, sich unterhalb der Schlussgruppe der innern Gewebe hin allerseits bis an die äussere Dermatogenlage erstreckend, sind noch bis gegen die Keimreife hin nicht herauszufinden, so dass man in dieser Zone von einer einzelnen Zelle nicht sagen kann, ob sie später dieser Dermatogenreihe, oder der äussersten Periblem- oder der innersten Haubenreihe angehören werde; noch nicht ganz geordnete Reihen gleichgrosser, gleichgestalteter Zellen laufen auch hier neben einander her. Auch die Initialengruppe zeigt weder innerlich, noch nach irgend einer Seite eine scharfe Grenze; ihre obersten Zellen sind den Pleromzellen, ihre untersten den Dermatogen- und Haubenzellen, ihre seitlichen den Periblemzellen am ähnlichsten, und schliessen sich ihrer Lage nach an die betr. Gewebegruppe an.

So liegen die Verhältnisse noch dann, wenn der Embryo bereits 1,5 mm. in der Länge und am untern Ende 1 mm. im Durchmesser misst, so dass man dieselben natürlich nur an guten Längsschnitten untersuchen kann. Erst von jetzt ab beginnen einzelne Zellen, welche später der nach unten abschliessenden Dermatogenlage angehören, sich durch bedeutendere Grösse vor ihren Nachbarn, namentlich den nach innen liegenden Periblemzellen, auszuzeichnen; mehrere solche Zellen stossen an verschiedenen Stellen mit ihren schmalen Seiten aneinander, und auf diese Weise wird schliesslich eine vollständige einzellige Schicht hergestellt, welche in der weitern Entwickelung nur noch in zweierlei Weise sich theilt, nämlich einerseits, um die Zahl ihrer eignen Zellen zu vermehren, dem Wachsthum des Innern entsprechend, und andererseits, um nach unten Haubenschichten zu liefern. Beide Arten der Theilung treten vorzugsweise in den in der Mitte des Wurzelkörpers, unterhalb der übrigen Initialen liegenden Dermatogenzellen auf, und werden endlich fast

ausschliesslich diesen übertragen, so dass sie als Dermatogeninitialen zu bezeichnen sind. Durch die Bildung des untern Dermatogens ist selbstverständlich auch eine Scheidewand zwischen der äussersten Periblem- und der innersten Haubenschicht geschaffen.

Es ist bei solchem Entwickelungsgange begreiflicherweise unmöglich, bestimmen zu wollen, aus welchen einzelnen Zellen der frühesten Anlage des Embryo die verschiedenen Gewebegruppen hervorgehen, weil man die Beobachtungen ja nie an demselben Exemplar, sondern nur an einer Reihe von solchen machen kann, welche in den auf einander folgenden Zuständen präparirt worden sind. Jedoch ist gegen einen Schluss nach Analogie kein Grund vorhanden; so dass man annehmen kann, dass jene Gewebepartien wenigstens ihrer Hauptmasse nach (schwerlich aber bis auf die einzelne Zelle) aus denselben ersten Zellen gebildet werden, wie bei *Ornithogalum*, oder (und diese Analogie liegt wegen der grössern Uebereinstimmung der ersten Theilungen noch näher) wie bei *Alisma.*

Der obere Vegetationspunkt ist auch hier, gerade wie bei *Ornithogalum* und in den übrigen Fällen, ursprünglich eine seitlich in der Keimlingsoberfläche gelegene Stelle, welche auf dieselbe Weise in das Innere versenkt wird. Die Erhebung, welche auf dem Grunde der so entstandenen Höhlung auftritt, repräsentirt das erste Stengelblatt und die Axe zugleich; sie ist sogar, wie sich im weitern Verlaufe zeigt, ihrer Hauptmasse nach ersteres. Nachdem sie sich vergrössert und verbreitert hat, entsteht auf ihrer nach oben gekehrten Seite eine leichte Einsenkung, eine Querfalte, durch welche sie in zwei Hervorragungen zerlegt wird (Fig. 6.). Die äussere und weit grössere derselben ist das erste Stengelblatt; die innere stellt die Axe dar, welche bald darauf durch eine ebensolche Einsenkung wiederum in zwei Höcker zerfällt, deren innerer d. h. nach der Seite der Hauptmasse des Keimkörpers gelegener, das zweite Stengelblatt repräsentirt.

Das Gewebe dieses obern Vegetationspunktes und seiner ganzen Umgebung ist ein überall in Allwärtstheilung begriffenes Urmeristem, in welchem sich, mit Ausnahme der Epidermis, nicht die geringste Ordnung entdecken lässt. Erst nachdem schon ein, oder auch zwei Stengelblätter angelegt sind, entwickeln sich tief im Gewebe einzelne schräg nach der Stammanlage hin gerichtete Zellen und endlich Zellreihen, welche die Periblemreihen des hypokotylen Theils erst in der Richtung auf diese Anlage

hin, und endlich in diese hinein fortsetzen (Fig. 6). Wesentlich später tritt bezüglich der Pleromreihen derselbe Vorgang ein.

Leucojum aestivum bietet uns also ein Bild der Entwickelung, welches die den Monokotylen im Allgemeinen eigenthümlichen Züge in schärfster Ausbildung an sich trägt, und deshalb auch zu *Ornithogalum* im ausgeprägtesten Gegensatz steht. Den Grundzug desselben bildet die ausserordentliche Verzögerung einer geordneten Zellgruppirung im Verhältniss zum Fortschritt der Massenentwickelung. Schon die Abschliessung des Individuums gegen aussen, durch die Dermatogenbildung, ist im Verhältniss zur Massenzunahme desselben in eine sehr späte Periode gerückt; noch weit mehr ist dies mit den innern Gewebesonderungen der Fall. Die äussere Gliederung scheint dabei von der innern Differenzirung weniger abhängig zu sein; sie tritt bereits ein, wenn letztere kaum über die ersten Anfänge hinaus ist, und vollendet sich, soweit sie innerhalb des Samens überhaupt geschieht, während der langsamen Fortschritte derselben; denn eine ganz durchgeführte Ordnung in demselben Sinne, wie bei andern Phanerogamen, auch Monokotylen, kommt bei *Leucojum* auch bis zur Keimreife überhaupt nicht zu Stande.

Es sei jetzt zur Vergleichung noch in aller Kürze ein Beispiel aus der Familie der Irideen herangezogen, nämlich:

Iris Gueldenstaedtiana,

welche indess wenig Abweichendes bietet. Der Embryo, welcher niemals kugelförmig ist, sondern von der anfänglichen Keulenform in eine ovale übergeht, beginnt die Gewebedifferenzirung wesentlich früher als bei *Leucojum*, aber ganz auf dieselbe Weise. Das Dermatogen ist, mit Ausnahme seines untern Abschlusses, bereits endgiltig constituirt, wenn der Keimling erst 0,14 mm. misst (Fig. 7). Von jetzt ab ist eine längere Periode nur der Vergrösserung des letztern durch indifferente Zelltheilungen gewidmet. Die ersten Spuren weiterer Organisirung treten wiederum in der zur Wurzelhaube bestimmten Region, durch reihenförmige Theilung und Zusammenordnung dort gelegener Zellen auf; auch die Dermatogenreihe über diesen beginnt sich zu zeigen, und schliesst sich seitlich an das äussere Dermatogen an. Von jetzt ab verläuft die innere Differenzirung ziemlich schnell, und es bietet sich noch lange vor dem Abschluss der Keimentwickelung in dem hypokotylen Theil ein im Wesentlichen regelmässiges Bild: In der Mitte der aus etwa 14 Reihen (im Schnitt)

bestehende Pleromcylinder, welcher sich bis auf seine Initialen herab kaum merklich verjüngt; beiderseits ungefähr 11 Periblemreihen, welche von einer, aus zwei Zellenlagen bestehenden Schlussgruppe auslaufen; diese begrenzt von der noch nicht ganz fertigen untern Dermatogenschicht, welcher namentlich der sichere Zusammenschluss in der Mitte, also die genaue Feststellung ihrer Initialen, und bisweilen auch der sichre Anschluss an das äussere Dermatogen noch fehlt; endlich fünf flache Zellreihen, welche eine ungewöhnlich schmale Wurzelhaube zusammensetzen.

Iris ähnelt also in Bezug auf seine Embryoentwickelung vielfach den von Hanstein beschriebenen von *Allium* und *Funkia*, und nimmt unter den Monokotylen in dieser Beziehung eine vermittelnde Stellung ein.

Von besonderem Interesse aber, weil von dem allgemeinen Schema der Monokotylen mannigfach abweichend, ist die, meines Wissens in dieser Richtung noch nicht untersuchte Familie der Juncaceen. Ich wähle als Beispiel für die Darstellung der hier obwaltenden Verhältnisse zunächst

Juncus glaucus.

Es ist mir wegen der ausserordentlichen Kleinheit der Samenknospen nicht gelungen, die frühsten Entwickelungszustände dieser Pflanze zu präpariren. Das jüngste Exemplar, welches ich freigelegt, ist eine, aus sehr kleinen, unregelmässig gestalteteten und gelagerten Zellen bestehende Kugel; ein Zustand, der sich in keiner Beziehung von dem analogen, bei den meisten monokotylen Familien vorkommenden unterscheidet. Sobald aber der Embryo beginnt, aus dieser Form durch schwache Längsstreckung in die ovale überzugehen, zeigen einerseits in der äussersten Schicht sich die ersten flächenförmig entwickelten Zellen, welche bald ein vollständiges Dermatogen bilden, und andererseits treten in der Mitte der Keimlingsmasse und nach dem untern Ende hin vorzugsweise senkrechte und horizontale Wände auf, so dass würfelförmige, sich in senkrechte Reihen ordnende Zellen entstehen. Diese Theilungsweise ist am ausgesprochensten in der Mitte des Keimlingskörpers, und setzt sich bald gegen das obere Ende hin eben so weit und eben so deutlich fort, als gegen das untere; d. h. der obere und der untere Keimtheil, deren Zellen nicht in Reihen geordnet sind, bleiben gegen die sich lebhaft entwickelnde Mitte merklich zurück. Nimmt man an, dass der Embryo, wie bei den meisten Monoko-

tyledonen, aus drei vom Vorkeim abgetheilten Zellen hervorgegangen sei, so ist es also die zweite Zelle, welche durch Reihentheilung den bei Weitem grössten Theil der bei der Reife vorhandenen Masse liefert. Ich sage, der bei der Reife vorhandenen Masse; während nämlich, soviel mir bekannt, mit Ausnahme der nachher zu erwähnenden Orchideen, alle Monokotylen bei der Samenreife ein deutlich entwickeltes Keimblatt, und eine Hauptaxe mit einem, oder mehreren, selbst bis zehn (*Zea*) Stengelblättern zeigen, wird die Entwickelung von *Juncus glaucus* sehr früh durch die eintretende Samenreife unterbrochen, und zwar noch ehe die äussere Gliederung begonnen hat.

Der Embryo ist im Zustande der Reife, in welchem er 0,18 mm. misst (Fig. 8), ein durchaus solider, ovaler Zellkörper, von vorn nach hinten ein wenig flachgedrückt; in vielen Fällen ist er nach oben hin etwas verbreitert, und dabei flach gewölbt auf der Oberseite, so dass er genau aussieht, wie ein dikotyler Embryo, welcher eben die Kotyledonen anzulegen anfängt. Das Dermatogen, welches ihn vollständig überzieht, zeigt ein eigenthümliches Verhalten: Die das untere Keimlingsende bekleidenden Zellen desselben sind klein, und flächenförmig entwickelt; an den Seitenflächen nach oben hin nehmen die Zellen des Dermatogens allmälig an Grösse zu, und das obere Ende ist von unverhältnissmässig grossen Zellen eingehüllt, deren grösster Durchmesser auf die Keimoberfläche senkrecht gerichtet ist, und die häufig sich papillenähnlich nach aussen vorwölben. Die Anordnung der Dermatogenzellen ist eine sehr regelmässige; sie sind in abwechselnde Längsreihen gestellt; d. h. die Querwände je einer Längsreihe um die andere fallen in die gleiche Höhe, so dass die Zellen beinahe sechseckig werden. Von oben gesehen, bietet das Dermatogen das Bild einer ovalen Rosette, in welcher fast jede weiter nach aussen und unten liegende Zelle vor die Lücke zwischen je zwei nächst höhergelegenen tritt (Fig. 9.).

Das Gewebe innerhalb des Dermatogens besteht im obern Keimlingsende aus einer geringen Anzahl verhältnissmässig grosser, regellos liegender Zellen. Darauf folgen nach unten, den bei Weitem grössten Theil der Keimlingsmasse ausmachend, Reihen von annähernd kubischen, oder nur wenig in die Länge gestreckten Zellen, die Periblemreihen; in der Mitte liegen sehr wenige, zwei oder drei Reihen sehr enger Zellen, welche das spätere axile Gefässbündel darstellen, und demnach als Plerom angesprochen werden können.

Auch das untere Ende des Embryo hat in den meisten Fällen die Differenzirung seiner Zellen vor der Samenreife beendigt. Man unterscheidet hier vollkommen deutlich folgende Theile: 1) das untere Dermatogen, welches in einem flachen Bogen sich durch die Zellmasse quer fortsetzt, und durch Zusammenordnung dort gelegener Zellen entstanden ist 2) das Periblem, dessen Reihen sich unten nach einer Initialengruppe hin zusammenneigen; 3) die wenigen Pleromreihen, welche oft nur als eine einzige Reihe bis auf den Wurzel-Vegetationspunkt herabreichen, welche dann von den Periblemreihen, an sich nicht zu unterscheiden ist; 4) die Wurzelhaube, aus einer, oder zwei, selten drei Reihen sehr flacher Zellen bestehend, welche durch die Konstituirung des untern Dermatogens von der übrigen noch indifferenten Zellenmasse abgeschieden worden, nicht aber aus der Theilung von Dermatogenzellen hervorgegangen sind.

Betrachtet man die Haube von unten, so zeigt sich, dass zwei halbkreisförmige Zellen die tiefste Stelle einnehmen; um diese ordnen sich die übrigen in Kreisen, deren äusserster sich mit seinen einzelnen Zellen an die Dermatogenreihen anschliesst.

Der Vorkeim von *Juncus glaucus* bleibt so kurz, dass in diesem Zustande keine Spur mehr von ihm zu finden ist, und die Wurzelhaube unmittelbar dem Mikropyleende des Embryosackes aufsitzt.

Zur gründlichen Orientirung über den innern Bau eines solchen Embryo tragen gute Querschnitte wesentlich bei; es gelang mir, einen dergleichen in sechs aufeinander folgenden Querschnitten [1]) abzutragen (den dritten von oben her S. Fig. 10); diese zeigen die wenigen engen Pleromzellen und die regelmässigen Kreise der Periblemzellen im mittlern Keimtheil, die durch Allwärtstheilung entstandenen grossen Zellen im obern, das Verhalten des Dermatogens und andere erwähnte Verhältnisse in klarster Weise.

Es schien mir bei diesen eigenthümlichen Verhältnissen der Gestaltung des Keimes im Samen wünschenswerth, die Entwickelung von *Juncus glaucus* weiter zu verfolgen, in der Hoffnung, dass dadurch auf manche noch dunkle Punkte in jener Gestaltung ein Licht fallen werde; da dies wirklich der Fall ist, gehe

1) Zur Anfertigung solcher Schnitte empfiehlt sich sehr die bekannte, u. A. von Pfeffer in seiner Abhandlung: „Ueber die Blüthenentwickelung der Primulaceen und Ampelideen" beschriebene Methode des Schneidens in arabischem Gummi; ja ich wüsste nicht, auf welche andere Weise sie bei der Kleinheit der Samen und der Härte der Samenschalen überhaupt möglich sein sollte.

ich auch hier darauf ein. Die nächste Veränderung, welche an dem Embryo des keimenden Samens zu bemerken ist, betrifft dessen oberen Theil. Derselbe vergrössert sich durch Streckung der ihn zusammensetzenden ungeordneten Zellen, und drängt dabei infolge des Widerstandes, welchen nach oben hin das Endosperm leistet, den übrigen Theil des Embryo durch das erweichte Gewebe des Mikropyle-Endes hindurch aus dem Samen heraus. Auffällig ist dabei, dass diese Anschwellung des obern Theils nicht gleichmässig, sondern einseitig geschieht, wie man besonders im Anfang des ganzen Processes bemerkt (Fig. 11); vermuthlich steht dies mit der spätern einseitigen Entstehung der Hauptaxe in Beziehung.

Während des Austritts aus dem Samen beginnt auch der aus Reihen bestehende Theil des Embryo seine Zellen zu strekken, und wächst dann zu einem langen cylindrischen Körper aus.

Auch der unterste freiliegende Kreis von Dermatogenzellen, d. h. derjenige, welcher über dem äussersten Rande der Wurzelhaube liegt, erleidet sehr früh eine Veränderung: Seine Zellen wölben sich nach aussen vor, und wachsen zu sehr langen, zarten Wurzelhaaren aus. Der nächste Dermatogenkreis erfährt dasselbe Schicksal (Fig. 12 und 13). Dadurch ist das Collum, die Grenze zwischen Wurzel und hypokotylem Glied, genau bezeichnet. Von der anderen, dieser gewöhnlich vorausgehenden äusseren Differenzirung, nämlich der zwischen Kotyledon und hypokotylem Glied, ist indess noch lange nichts zu bemerken.

Von dem Wurzelhals bis zum Samen erstreckt sich ein in allen seinen Theilen vollkommen gleichmässig entwickelter, langer cylindrischer Körper, welcher aus der Epidermis, drei oder mehr Periblemschichten, und einem dünnen axilen Strang von Pleromzellen besteht. In diesem Strang entwickeln sich erst ein, dann zwei oder drei Spiralgefässe; bis in den Samen hinein reicht gewöhnlich blos eines von diesen, die anderen hören weiter unten, nicht aber schon an der Grenze des späteren hypokotylen Gliedes, auf. Dieser Körper bildet sehr früh Chlorophyll, Intercellulargänge und Spaltöffnungen, und unterstützt also durch Assimilation die zunächst nur durch das Endosperm bewirkte Ernährung der Pflanze; Chlorophyll, Intercellularräume und Spaltöffnungen nehmen in umgekehrter Richtung wie die Gefässe, also von oben nach dem Collum hin an Masse und Häufigkeit ab.

Der oberste, noch in dem Samen steckende Theil verändert sich von den ersten Stadien der Keimung an nicht weiter; seine Zellen bleiben ungeordnet, ein Gefäss erstreckt sich blos bis in die Oeffnung des Samens herein, und die grossen, papillenähnlich vorgewölbten Zellen seiner Epidermis dienen zur Aufsaugung der Bestandtheile des Endosperms.

Auch der Wurzeltheil des Keimlings verändert sich während dieser Vorgänge wesentlich. Die untere Epidermis, welche als Kappe die Gewebemasse durchsetzt, prägt sich noch viel schärfer aus als bisher, und bedeckt sich mit einer Cuticula, welche sie gegen die Wurzelhaube sehr scharf absetzt, und nur gerade unter dem Vegetationspunkte sehr dünn bleibt. (Fig. 13). Das Gewebe dicht unterhalb des Wurzelhalses streckt sich sehr in die Länge, und wird von unten her vergrössert, so dass die Wurzelhaube, welche nicht mit in die Länge wächst, sich immer weiter von dem erst einfachen, dann doppelten Kreise von Wurzelhaaren, bis an welchen sie Anfangs reichte, entfernt, und somit das Dermatogen der Wurzel, welches zuerst bis an diesen Kreis von der Haube bedeckt war, nach aussen in immer längerer Fläche blosgelegt wird. Dieses Dermatogen (welches nun Epidermis heissen muss) bildet aus einzelnen seiner Zellen, welche sich, namentlich durch ihren dichteren, körnigen Inhalt, schon früh von den übrigen unterscheiden, in akropetaler Folge weitere Wurzelhaare. Das Wachsthum des Dermatogens, Periblems und Pleroms geschieht auf die gewöhnliche Weise, von selbständigen Initialen aus; das Dermatogen besitzt eine Reihe von solchen, ebenso das Periblem; die Anzahl der Peribleminitialen entspricht meist der Zahl der Reihen, so dass diese nur selten weiter nach oben durch Spalttheilung noch vermehrt werden. Das Plerom hat nur eine Initialzelle, denn nur eine einfache Reihe von Pleromzellen reicht bis auf den Vegetationspunkt herab; weiter oben finden sich zwei oder drei Reihen, von welchen sich eine, dann am obern Wurzelende wohl auch zwei in Gefässe verwandeln.

Ganz wesentlich von der gewöhnlichen Weise abweichend ist die Regeneration der Wurzelhaube. Es wurde oben gesagt, dass unterhalb der schon vor der Samenreife sich endgültig constituirenden untern Epidermis noch eine Gewebepartie übrig bleibt, welche aus einer oder zwei, in der Mitte bisweilen auch schon aus drei Zellreihen besteht, deren äusserste, in einem leichten Bogen verlaufende, anfänglich die Fortsetzung der Epidermis zu sein scheint. Aus der Theilung dieser Reihen geht für alle Zei-

ten die Wurzelhaube hervor; schon kurz nach dem Austritt aus dem Samen hat diese in allen wesentlichen Punkten die Gestaltung erreicht (Fig. 12 und 13), welche in den spätern Perioden ihr eigen ist (Fig. 14). Die innerste, an das Dermatogen angrenzende Schicht besteht aus verhältnissmässig kleinen Zellen; sie erleidet häufige tangentiale Theilungen, durch welche je eine neue Haubenschicht entsteht, welche ihrerseits sich nicht wieder theilt. Alle Zellen der Wurzelhaube stammen somit direct aus jener innersten Schicht ab, und diese ist ein echtes Kalyptrogen. Die älteren Schichten der Wurzelhaube, in vielen Fällen schon die zweite, verlieren die regelmässige Anordnung; sie quellen (wenigstens bei der Kultur in Wasser) stark auf, und werden dann, theils in einzelnen Zellen, theils noch partienweise zusammenhängend, abgeworfen; die ganze Haube ist mit einer Gallerte, welche aus den gelösten Membranen entsteht, umgeben.

Dass die Kalyptrogenschicht von dem Dermatogen ganz unabhängig ist, wird nicht nur unmittelbar dadurch bezeugt, dass man nie eine tangentiale Theilung des Dermatogens beobachtet, sondern zum Ueberfluss noch durch die zwischen beiden hinziehende, dem Dermatogen zugehörige Cuticula, auf welcher die Wurzelhaube nur in der Mitte, wo auch die Cuticula am dünnsten ist, fest aufliegt, von der sie sich aber seitlich leicht abtrennt.

Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass *Juncus glaucus* eine Pflanze ist, auf welche dasjenige Schema der Wurzelhaubenbildung, welches J. Reinke in seinen 1871 erschienenen Untersuchungen [1]) als das für alle Angiospermen gemeinsame hinstellt, nicht anwendbar ist. Man kann in keinem Sinne die Wurzelhaube von *Juncus* als eine Wucherung des Dermatogens bezeichnen; man kann dies nicht nur nicht im Laufe der spätern Entwickelung, sondern nicht einmal in Bezug auf die primäre Bildung der Haube; denn so lange die Wurzelhaube noch nicht existirt, existirt auch das untere Dermatogen noch nicht, und das Wurzelende des Embryo besteht aus einem indifferenten Gewebe; sobald aber eine Sonderung eintritt, tritt diese so ein, dass einerseits das untere Dermatogen, andererseits die Haube aus jenem Gewebe hervorgeht; nicht aber so, dass zuerst nur das Dermatogen entstünde, und aus diesem dann durch Quertheilung seiner Zellen die Haube erzeugt würde.

1) Joh. Reinke, Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Bot. Abhdlg. hsgeg. v. Hanstein. 3. Hft. Bonn 1871.

Auch die Bildung der Hauptaxe von *Juncus glaucus* zeigt mancherlei Eigenthümlichkeiten; Eigenthümlichkeiten, welche sehr geeignet sind, zu zeigen, dass die Begriffe Blatt und Axe, namentlich in ihrer Anwendung auf Kotyledon und hypokotyles Glied, durchaus fliessende sind.

Es ist bereits gesagt worden, dass noch lange nach dem Beginn der Keimung sich von dem Wurzelhals bis in den Samen hinein ein in allen seinen Theilen gleichmässig gebildeter Körper erstreckt, welcher aus der Epidermis, drei oder mehr Periblemschichten, und sehr wenigen axilen Pleromreihen mit einem bis drei Gefässen besteht.

Wenn dieser cylindrische Theil bereits zu der beträchtlichen Länge von 2 bis 3 mm., der zehnfachen des ruhenden Embryo, herangewachsen ist, und schon längst assimilirt, zeigt sich an einer Stelle desselben, welche nur um zwei oder drei Zellen von dem Collum entfernt ist, eine leichte Einsenkung, welche durch Zurückbleiben dieser Stelle entsteht. Die Zellen der Epidermis erleiden in der Vertiefung und am Rande derselben mehrere Theilungen, ohne dabei zu wachsen, so dass letztere von einem kleinzelligen Oberhautgewebe ausgekleidet ist. Sehr bald aber beginnt die Mitte der Einsenkung wieder zu wachsen, so dass sie als Höcker auf dem Grunde der noch unbedeutenden, dreieckigen Einsenkung erscheint. (Fig. 15.)

Wenn der Höcker, welcher während dessen weiter in das Innere versenkt worden ist, eine gewisse Grösse erreicht hat, tritt auf seiner innern, d. h. dem Gefässstrang zugekehrten Seite eine Querfalte auf, welche, tiefer werdend, einen neuen kleinen Höcker abschnürt (Fig. 16 u. 17.)

Derselbe liegt in der scheidigen Basis des grösseren, und stellt seiner Hauptmasse nach das zweite Stengelblatt dar, während jener das erste ist. An der inneren, d. h. der der Innenfläche des ersten Stengelblattes zugekehrten Seite dieses zweiten Blattes bildet sich später wieder eine scheidige Vertiefung, aus deren unterem Theil ein neuer Höcker sich erhebt, welcher seiner Hauptmasse nach das dritte Blatt ist, u. s. f.

Jedes neue Blatt wächst aus des Scheide des vorigen heraus, aber nicht nur in dem Sinne, wie dies bei vielen stengelumfassenden Blättern der Fall ist, wo der Grund des Blattes den neue Blätter treibenden Axenkegel umschliesst, sondern so, dass zu einer gewissen Zeit nichts weiter existirt, als das erste Blatt, als kegelförmiger Körper; aus einem, am untern

Ende gelegenen, integrirenden Theil desselben, der sich vorher in keiner Weise von den übrigen Theilen der Oberfläche dieses Kegels unterschied, geht durch Versenkung in eine scheidenförmige Vertiefung, und Abschnürung das zweite Blatt hervor; ebenso in den übrigen Fällen. Man kann also von einer Axe hier eigentlich nicht reden, sondern höchstens von einem Vegetationspunkt. Aber auch dieser Punkt ist im Laufe der Entwicklung nicht eigentlich identisch; er legt einen eigenthümlichen, im Zickzack verlaufenden Weg zurück, und liegt in jedem einzelnen Falle an der innern Seite des untern Theils des jeweilig jüngsten Blattes. Der innere Bau der ausgebildeten Blätter gleicht in allen wesentlichen Punkten dem jenes cylindrischen Organs, welches nun (nach dem gewöhnlichen Sinne dieser Begriffe) in Kotyledon und hypokotyles Glied zerlegt worden ist; jedes Blatt erhält einen axilen Gefässstrang, welcher von dem des hypokotylen Gliedes abzweigt. Kurz nach dem Sichtbarwerden des ersten Stengelblattes tritt ein wenig tiefer an dem hypokotylen Glied eine Nebenwurzel auf, welcher später noch mehrere folgen, und zwar von unten nach oben, so dass die älteste dem Collum am nächsten ist; hiervon abgesehen erfährt in seinem anatomischen Bau das hypokotyle Glied keine Veränderung, so dass es auch fernerhin dem Kotyledon gleicht. Aus alledem geht hervor, dass das erste Stengelblatt zu jenem cylindrischen Körper, welcher Kotyledon und hypokotyles Glied bis zu einem gewissen Punkte der Entwicklung hin noch als einheitliches Gebilde darstellt, in einem ganz ähnlichen Verhältnisse steht, wie je ein Stengelblatt zum vorhergehenden; der Process, durch welchen das erste Stengelblatt mit dem Vegetationspunkt aus jenem Gesammtkörper entspringt, ist genau derselbe, wie der, durch welchen irgend ein Stengelblatt nebst dem neuen Vegetationspunkt aus dem vorhergehenden Blatt heraus erzeugt wird.

Ferner ist noch bemerkenswerth, dass der Punkt des Keimlingskörpers, welcher zum Vegetationspunkt wird, schwerlich morphologisch demselben Punkte bei *Alisma* gleichgesetzt werden kann, an welcher Pflanze ihn Hanstein in Rücksicht auf die drei Zellen, aus welchen sich der Embryo entwickelt, bestimmt hat. Bei *Alisma* liegt dieser Punkt da, wo die Nachkommenschaften der beiden Hauptmutterzellen aneinander grenzen; und da die übrigen von Hanstein untersuchten Monokotylen die Annahme eines gleichen Verhältnisses begünstigen, oder mindestens ihr nicht widersprechen, so hat Hanstein letzteres als das bei den Monokotylen allgemeine angenommen. Gleichwohl ist für *Juncus* dies nicht gut

möglich. Erinnern wir uns, dass der erste Kreis von Wurzelhaaren aus demjenigen Dermatogenkreis hervorgeht, welcher an den äussersten Kreis der Wurzelhaube stösst, und dass der Vegetationspunkt um höchstens drei Zellkreise der Epidermis über diesem Haarkeis liegt, dass aber inzwischen die Epidermis auch beträchtlich in die Länge gewachsen ist und Theilungen erfahren hat, so zeigt sich, dass an dem ruhenden Embryo der Vegetationspunkt höchstens um zwei Dermatogenreihen höher zu suchen wäre, als der Rand der ziemlich kleinen Wurzelhaube. Es müsste somit nach jener Annahme, wenn auch hier die Anschlusszelle den untern Keimtheil bis zur Initialengruppe des Periblems geliefert hätte, die zweite Keimmutterzelle höchstens eine Gewebeschicht, die erste aber den ganzen oberen, d. h. den bei Weitem grössten Theil des ruhenden Embryo, aus welchem später der lange cylindrische Körper, und auch das im Samen bleibende Saugorgan hervorgeht, geliefert haben.

Zur weiteren Beleuchtung der so manigfach abweichenden Verhältnisse der Bildung von *Juncus glaucus* erschien es wünschenswerth, noch eine der nähern Verwandten dieser Pflanze zu Rathe zu ziehen; ich that dies mit

Luzula multiflora.

Der ruhende Embryo dieser Art (dessen Entwickelung zu untersuchen, fehlte mir das Material) ist nicht nur viel grösser, sondern auch viel weiter entwickelt, als der von *Juncus* (Fig. 18). Auf dem Grunde einer seitlich gelegenen, vollkommen geschlossenen Höhlung, welche aber von einer Einsenkung des allgemeinen Dermatogens ausgekleidet ist, findet sich ein Höcker, welcher das erste Stengelblatt mit dem Vegetationspunkt darstellt. Die Anwesenheit dieser Höhlung ist an dem unverletzten Keimlingskörper von aussen nur daran zu erkennen, dass eine gewisse Gruppe von Dermatogenzellen um eine kurze, senkrecht verlaufende Linie eigenthümlich angeordnet ist; diese Linie bezeichnet die nach innen führende Spalte, deren Ränder von rechts und links her zusammenschliessen. Genauer kann man sich über den Bau letzterer an einem in geeigneter Höhe geführten Querschnitt (Fig. 19.) orientiren; auch zum Studium der inneren Gewebelagen und des Vegetationspunktes liefert das blosse Durchsichtigmachen mittelst Reagentien nicht genügende Präparate, und empfiehlt es sich, sowohl Längs- (Fig. 18) als auch Querschnitte (Fig. 19) anzufertigen.

Der anatomische Bau des Embryo von *Luzula* gleicht, von der bereits vorhandenen Axenanlage abgesehen, in allen wesentlichen Punkten dem von *Juncus.* Der grösste Theil desselben baut sich auf aus einer Dermatogenschicht, vier oder mehr Periblemschichten, und einem axilen Strang von Pleromreihen, welche zwar wegen der grössern Massenhaftigkeit des Keimlings zahlreicher als bei *Juncus*, aber nicht in Kreise geordnet sind. Diesen Bau besitzt sowohl das hypokotyle Glied als auch der untere Theil des Kotyledon; auch in der Höhe der Axenanlage ändert er sich nicht, namentlich wird der Pleromstrang gar nicht durch die seitlich davon gelegene Anlage alterirt und nur das Periblem erscheint zusammengedrängt (Fig. 18. 19.) Der mit grösseren, unregelmässig gelagerten Zellen erfüllte obere Theil, welcher bei der Krümmung als Saugorgan im Samen verbleibt, ist verhältnissmässig grösser als bei *Juncus*, nicht breit nach oben, sondern verschmälert, kegelförmig; sein Dermatogen besteht nicht aus grossen, papillenähnlichen Zellen, sondern aus zahlreichen, engen, röhrenförmigen, welche senkrecht auf die Fläche des inneren Gewebes aufgesetzt sind.

Der Wurzelvegetationspunkt zeigt die Initialengruppe des Periblems ungewöhnlich gross, so dass die Pleromininitialen weiter als sonst nach oben gerückt sind. Die Grenze zwischen Periblem und Plerom ist sowohl auf dem Längs- als Querschnitt in vielen Fällen nicht genau zu bestimmen; es kommen allerwärts in der Gestaltung von Zellreihen, welche an dieser Grenze liegen, Uebergangsformen vor, welche man, da ja auch eine strenge kreisförmige Anordnung nicht vorhanden ist, und auch die Abstammung aus bestimmten Mutterzellen der einen oder andern Gewebeform nicht nachgewiesen werden kann, keiner der beiden Gewebeformen mit Sicherheit zurechnen kann: ja, es kommen sogar solche Reihen vor, welche in ihrem Verlaufe ihren Character ändern, so dass man sie unten dem Periblem, oben dem Plerom, oder umgekehrt zuzurechnen geneigt ist.

Es möge hier die Bemerkung Platz finden, dass man bei *Juncus* ganz in dem gleichen Falle ist, wovon man sich bei der Betrachtung von Querschnitten leicht überzeugen kann. Noch kurz vor der Samenreife ist Plerom bei *Juncus* überhaupt noch nicht zu bemerken.

Das deutlich ausgeprägte untere Dermatogen des Embryo von *Luzula multiflora* verläuft in einer horizontalen Ebene; von unten sitzt ihm die ein Kugelsegment darstellende embryonale Wurzelhaube an. Die äusserste und älteste Schicht derselben

scheint auch hier die Fortsetzung des Dermatogens über die Haube hinweg zu sein. Unter dieser liegen noch zwei, drei, bisweilen auch mehr Schichten von kleinen, flachen Zellen, deren gewöhnlich kleinste, innerste, d. i. dem Dermatogen des Wurzelvegetationspunktes anliegende wiederum ein ächtes Kalyptrogen ist, welches nicht nur nach der Anordnung und geringen Grösse seiner Zellen mit dem Dermatogen, welches daran grenzt, Nichts gemein hat, sondern auch diesem Dermatogen so lose anliegt, dass es beim Schneiden leicht durch das Messer herausgestreift wird (Fig. 18). Da, wo dasselbe sich noch an seiner Stelle befindet, gewinnt es fast den Anschein, als seien die inneren jüngeren Schichten der Wurzelhaube sammt dem Kalyptrogen als ein flach linsenförmiger Körper eingebettet worden in eine Lücke zwischen dem untern Dermatogen und der äussersten Haubenschicht, deren Zellen grösser und weniger flach sind, und eine gewisse Aehnlichkeit mit den Zellen des Dermatogens haben, an welches sie sich ja auch seitlich anschliessen.

In der Entwicklung der Wurzel während der Keimung schliesst sich *Luzula* aufs Engste an *Juncus* an. Die Stelle, an welcher die ersten Wurzelhaare, in zwei Kreise gestellt, sich bilden, tritt als ringförmiger Wulst hervor (Fig. 20), welcher durch eine stärkere Entwickelung des Periblems an dieser Stelle erzeugt wird; die Zellen des letztern schwellen in der Querrichtung an, und erfahren wohl auch locale Längstheilungen. In den von hier aus abwärts liegenden Wurzeltheil treten von oben her wenige Pleromreihen, welche sich bis zum Wurzelvegetationspunkt hin bis auf eine reduciren, so dass nur eine Plerominitialzelle vorhanden ist; d. h. die aus dieser Zelle hervorgehende Reihe, welche in der Nähe des Vegetationspunktes den Periblemreihen vollständig gleicht, erleidet erst weiter oben Längstheilungen, durch welche sie in zwei, dann wohl auch mehr engere Zellreihen zerlegt wird. Daneben treten aber weiter oben auch Spalttheilungen von daran grenzenden, nach dem gewöhnlichen Begriffe dem Periblem zugehörigen Reihen ein, durch welche nun enge Zellreihen entstehen, welche in der Folge ganz den Character von Pleromreihen annehmen. Kurz, die Zellreihen des Periblems und Pleroms, und damit auch diese beiden Begriffe, gehen hier, wie bei *Juncus*, in einander über; man kann von diesen beiden Gewebesystemen als solchen, die a priori getrennt wären, nicht reden; es giebt auch keine eigentlichen Plerominitialen, sondern für das ganze innere Gewebe eine einheitliche Initialengruppe,

welche ein zunächst ganz gleichförmiges Gewebe liefert; die mittelste Reihe dieses Gewebes aber wird in geringer Entfernung vom Wurzelvegetationspunkt durch Längstheilung in zwei engere Zellreihen gespalten, welche noch weiter oben sich bisweilen nochmals theilen. Andere, an diese mittelste grenzende Reihen wiederholen in etwas grösserer Entfernung vom Vegetationspunkt diesen Vorgang, und auf diese Weise entsteht ein axiler Strang enger langgestreckter Zellen, welche als Plerom fungiren, d. h. von welchen einzelne Reihen sich später in Gefässe verwandeln (Fig. 20).

Das Dermatogen dagegen ist durchaus selbständig, es vermehrt seine Zellen nur durch zu seiner Fläche senkrecht stehende Wände, wodurch die Zahl derselben vermehrt wird; diese Theilungen finden am häufigsten in den Dermatogenzellen am Vegetationspunkt der Wurzel statt, welche deshalb auch den Namen der Dermatogeninitialen verdienen; doch theilen sich auch noch die von dort aus bereits seitwärts gerückten Zellen ein oder zwei Mal, so dass man die Zelltheilungen des Dermatogens ein Stück aufwärts an der Wurzel verfolgen kann (Fig. 20.) Eine Quertheilung von Dermatogenzellen, durch welche Haubenzellen entstehen könnten, findet nirgends statt; im Gegentheil bedeckt auch bei *Luzula* sich das Dermatogen mit einer Cuticula, welche dasselbe scharf gegen die Wurzelhaube absetzt.

Die anfangs ganz flache Wurzelhaube geht durch Theilungen der Kalyptrogenschicht, welche in der Mitte am frequentesten sind, bald in die Kegelform über (Fig. 20.) Die älteren Schichten derselben quellen stark auf, hüllen die ganze Haube in Gallerte und werden dann zerstört. Die seitlich gelegenen Theile der embryonalen Wurzelhaube sind desshalb bald verschwunden, weil die schmalere Kalyptrogenschicht nur die mittlere Partie derselben regenerirt; die Haube wird immer schmaler, und geht vermuthlich später ganz verloren.

Die Bildung des Kotyledon und seines im Samen befindlichen Theils, des hypokotylen Gliedes und der Stammknospe sind den entsprechenden Vorgängen bei *Juncus* sehr ähnlich; die verhältnissmässig später auftretenden Nebenwurzeln brechen gerade aus dem den Wurzelhals bezeichnenden Wulst hervor, so dass sie selbst auf die Grenze der Begriffe „Seitenwurzel“ und „Nebenwurzel“ gerückt werden.

Orchideen.

Die Entwickelung der Orchideen bietet so viele Züge, welche

von den von Hanstein behandelten Monokotylen sowohl, als auch den von mir bisher beschriebenen so sehr abweichen, dass ich für angezeigt halte, sie hier zu berücksichtigen, und über die Grenze meiner in dieser Beziehung bisher ziemlich beschränkten Untersuchungen hinaus wenigstens an das zu erinnern, was darüber bereits bekannt ist. Ich selbst untersuchte einige Arten im Zustande des ruhenden Embryo; Herrn Dr. Lohde hier verdanke ich Mittheilungen über die von ihm eingehend untersuchten ersten Keimmungsstadien von *Stenhopea saccata*, und den Einblick in Zeichnungen, welche dieselbe betreffen; Hofmeister[1]) hat die Entwickelung des Embryo einiger Orchideen aus der Eizelle beschrieben; Link[2]) giebt Abbildungen über die Keimung von *Angraecum maculatum*; Prillieux und Rivière[3]) beschreiben die Keimung derselben Pflanze, allerdings mit manigfachen Abweichungen von Link; Fabre[4]) endlich behandelt die nämlichen Vorgänge bei den Ophrydeen.

Nach den Figuren Hofmeisters entsteht der Embryo seiner Hauptmasse nach aus einer angeschwollenen Endzelle des Vorkeims, deren erste Theilungswände schon häufig ziemlich schräg liegen, bisweilen aber auch der regelmässigen Quadrantentheilung ziemlich nahe kommen. Auf alle Fälle hört unmittelbar nach den ersten Theilungen die Geltung eines bestimmten Theilungsgesetzes auf; durch die ganze Masse herrschende Allwärtstheilung bringt eine durchaus regellose, keulenförmige Zellmasse hervor. Das ist der Zustand, in welchem die Entwickelung der Pflanze durch die eintretende Samenreife unterbrochen wird; der Embryo besteht aus einigen Dutzenden von Zellen, welche jede Differenzirung, selbst die eines Dermatogens, vermissen lassen (Fig 21). Dem untern Ende hängt ein gewöhnlich aus zwei Zellen bestehender Vorkeim an, dessen oberste Zelle in die Keimlingsmasse hineinragt; aber auch dies trifft nur bei manchen Arten in deutlich erkennbarer Weise zu (*Maxillaria crassifolia*, Fig. 21); bei anderen finden sich auch hier sehr wechselnde Bildungen.

Der von Hofmeister zunächst gerade für die Orchideen aufgestellten Annahme, dass der Embryo mittelst einer Scheitelzelle

1) Hofmeister, die Entstehung des Emb. der Phan. II.

2) H. F. Link, *Icones selectae anat.-bot.* Berlin 1840. H. II. Taf. VII.

3) Prillieux et Rivière, sur la germination et le développement d'une Orchidée. Ann. des S. nat., Ser. IV, t. 5.; S. 119, Taf. 5, 6, 7.

4) Fabre, de la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. Ann. des S. nat. Ser. IV, t. 5; S. 163, Taf. 11.

wachse, entspricht nur in geringem Grade die Anordnung der Zellen in dem obern Theil mancher Embryonen, deren oberes Ende sehr schmal ist; andere, namentlich solche mit dickerem obern Theil schliessen sie geradezu aus.

Die Keimung beginnt, von der blossen Vergrösserung des Embryo abgesehen, sehr bald mit der Anlegung einer Epidermis. Da nirgends Reservenahrungsstoffe vorhanden sind, ist die Pflanze sehr früh genöthigt, die Nahrungsstoffe selbst zu erwerben; dies geschieht dadurch, dass sie in ihrem ganzen oberen Theil Chlorophyll und Spaltöffnungen bildet, mittelst deren sie assimilirt, und ausserdem aus einzelnen Zellen ihrer Epidermis Haare ausstülpt, welche die Funktion von Wurzelhaaren übernehmen. Letztere sind nicht auf den untern Theil beschränkt, sondern treten an der ganzen Oberfläche mit Ausnahme des untern Endes auf. Innerhalb der Epidermis besteht noch immer der ganze Keimlingskörper aus einem gleichmässigen undifferenzirten Parenchym. Die weitere Entwickelung geht gewöhnlich von dem obern Endpunkte des Embryo, welcher in diesem Falle als Stelle der Terminalknospe zu betrachten ist, aus; oder auch von mehreren, allem Anschein nach einander gleichgeordneten Punkten der Oberfläche in vollkommen gleicher Weise. Es erhebt sich daselbst ein kleiner Wulst, welcher ein rudimentäres Blatt darstellt, und an dessen concaver Seite ein Höcker, welcher als Vegetationskegel auftritt, indem er entweder in eine gewöhnliche, beblätterte Axe sich umwandelt, oder noch mehrere, dem ersten ähnliche rudimentäre Blätter liefert. Letztere weichen dann bei schwachem Längen- und beträchtlichem Dickenwachsthum des Keimlingskörpers weit auseinander, und ihre Axillarknospen entwickeln sich. Während dessen treten in dem innern Gewebe Streifen von Bildungsgewebe auf, in welchen sich Gefässe bilden; die Anordnung derselben ist von derjenigen der Knospen, und zwar der ursprünglich vorhandenen sowohl, als auch der zur Seite gerückten Axillarknospen abhängig, so dass sie kein regelmässiges System bilden; der centrale Streifen unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen.

Von der Anlage einer embryonalen Hauptwurzel findet sich nirgends eine Spur; die ganze untere Partie des Keimlings bleibt, solange sie existirt, in dem Zustand des völlig regellosen, parenchymatischen Gewebes.

Dagegen enstpringt zur Ernährung derjenigen Knospe, welche in eine gewöhnliche, beblätterte Axe übergeht, eine

Nebenwurzel entweder aus dem Grunde dieser Axe, oder auch aus dem Gewebe des Keimlings dicht neben ihrem Grunde.

Der Keimling der Orchideen ist nach alledem vollständig anders aufzufassen als der aller übrigen Monokotylen; diejenigen Theile, welche an diesem zu unterscheiden sind, nämlich Wurzelanlage, hypokotyles Glied und Kotyledon, sind an ihm überhaupt nicht vorhanden.

Es erscheint am angemessensten, ihn als ein Knöllchen zu betrachten, welches direct von vorn herein angelegt wird; denn von einer blos verkürzten Axe unterscheidet er sich nicht blos durch das Fehlen der Wurzel, sondern auch dadurch, dass in vielen Fällen von vorn herein sich an ihm mehrere gleichgeordnete Vegetationspunkte finden. Von einer Differenzirung in Periblem und Plerom kann natürlich bei der unregelmässigen Lage der Procambiumstreifen nicht die Rede sein; ebensowenig von einem Kotyledon; denn es liegt kein zureichender Grund vor, jenes zugleich mit dem Vegetationskegel der Terminalknospe, oder auch kurz vor ihm erscheinende rudimentäre Blatt als Kotyledon zu bezeichnen, nicht nur, weil es in seiner Gestalt und Funktion dem Kotyledon anderer Monokotylen ganz unähnlich ist, nnd den übrigen rudimentären Blättern, welche später angelegt werden, vollkommen gleicht, sondern auch, weil an demselben Keimling in vielen Fällen (s. *Angraecum* nach Prillieux u. Rivière) zwei und mehr solcher Blätter an verschiedenen Stellen auftreten.

Der untere Theil des keulenförmigen Embryo, welcher, beim Vergleich mit dem Embryo der Gräser, den Keimanhang darstellt, unterscheidet sich während der ganzen Entwickelung von dem oberen; der Inhalt seiner Zellen ist in der späteren Zeit meist bräunlich; er bildet kein Chlorophyll, keine Spaltöffnungen, auch keine Epidermis, und geht nach einiger Zeit zu Grunde; er ist aber gegen den oberen Theil, welcher den eigentlichen Keimling darstellt, nicht bestimmt abgegrenzt. Man hat ihn jedenfalls als den aus Vorkeimzellen hervorgegangen, dem der Gräser analogen Keimanhang zu betrachten.

Die, uns hier nicht weiter interessirende, Fortentwickelung verläuft in den Fällen, in welchen die Terminalknospe, oder eine andere ursprüngliche, ihr gleichgeordnete, nicht in eine gewöhnliche Axe übergeht, gewöhnlich so, dass dieselbe sich in ein dem embryonalen ganz gleiches Knöllchen verwandelt, und dieser Process sich bisweilen durch mehrere Generationen wiederholt, bis endlich einmal eine beblätterte Axe sich erhebt. Oft stellen

auch nach einiger Zeit die primären Vegetationspunkte ihre Thätigkeit ganz ein, und nur ihre während dieser Zeit erzeugten, durch Dickenwachsthum zur Seite gerückten Axillarknospen entwickeln sich weiter. Sind aus irgend welchen Knospen des embryonalen Knöllchens heraus neue Knöllchen gebildet worden, so geht gewöhnlich ersteres zu Grunde.

Es finden sich in diesem Entwickelungsgang der Orchideen einige Analogien zu dem der Juncaceen, und zwar in der frühzeitig eintretenden Selbsternährung der Pflanze, in der nicht nur im Samen nicht vollzogenen, sondern sogar in der Keimungsperiode noch weit hinaus gerückten Bildung eines (oder hier auch einiger) Hauptvegetationspunkte; in der bis dahin bestehenden Homogenität des ganzen oberen Keimlingskörpers, und in der mangelhaften innern Differenzirung; der Keimanhang erinnert, wie bemerkt, an die Gräser; allein diese Analogien sind nur in geringem Masse zutreffend, und auch mehr oder weniger untergeordneter Natur; die Orchideen müssen immerhin als eine Familie bezeichnet werden, deren Keimentwickelung ihr eine ganz exceptionelle Stellung unter den Monokotylen anweist; ihre Entwickelung weicht von dem allgemeinen Schema der Monokotylen mindestens ebensosehr ab, als die Monokotylen von den Dikotylen, so dass sie zu diesem Schema zwar allenfalls in eine gewisse Beziehung zu setzen, ihm aber keineswegs unterzuordnen ist. Die Uebereinstimmung mit den übrigen Monokotylen reicht nur bis zu dem durch die Samenreife der Orchideen bezeichneten Stadium; denn jeder monokotyle Embryo stellt in einem gewissen, frühen Entwickelungsstadium eine Masse von regellosen, oder mindestens undifferenzirten Zellen dar; aber von hier ab treten in dem Vorkommen mehrerer primärer Vegetationspunkte, in der Verbreitung der Wurzelhaare über die ganze Keimlingsfläche, mit Ausnahme des Keimanhanges, in dem Mangel einer symmetrischen innern Differenzirung, eines Kotyledon und einer Hauptwurzelanlage Erscheinungen auf, welche im Gebiet der Monokotylen noch nirgends wieder gefunden worden sind.

II. Dikotyledonen.

Der wesentlichste Unterschied des Bauplanes der Dikotylen von dem der Monokotylen liegt, abgesehen von der Bildung zweier Keimblätter und der damit zusammenhängenden Abweichung in der Anlage der Terminalknospe, in der weit grösseren Bestimmtheit und Detaillirung, welche im Allgemeinen dem ersteren eigen ist. Während bei den Monokotylen nur das Ziel der Entwickelung, der reife Embryo, auch in Bezug auf seinen inneren Bau und seine Elemente ziemlich genau bestimmt ist, dieselben aber, so zu sagen, einer gewissen Freiheit in Bezug auf den zu diesem Ziele führenden Weg geniessen, welche bei den einzelnen Arten eine grössere oder beschränktere ist, stellt sich bei den meisten Dikotylen dies durchaus anders; es ist bei ihnen vom Anfang an jeder einzelne Schritt genau vorgeschrieben, der Ort und die Lage, meist auch die Reihenfolge der Theilungswände unterliegt festen Regeln, so dass man von jeder einzelnen Zelle, sobald sie als solche existirt, vorausbestimmen kann, welcher Gewebepartie sie angehören, welche Rolle sie in dem ganzen Organismus spielen werde.

Viele Entwickelungen von Dikotyledonen, welche ich beobachtet, entsprechen den soeben ausgesprochenen Sätzen; die von Hanstein dargestellten entsprechen ihnen alle, so dass Hanstein (a. a. O. S. 31) sagt: „Es stimmen mithin die der Untersuchung unterworfenen Dikotylen darin überein, dass ihr Keimling, welcher der Hauptmasse nach aus der letzten Vorkeimzelle hervorgeht, und durch Herzutreten der vorletzten zum Abschluss gebracht, zunächst durch Quadrantentheilung zur Kugelgestalt gelangt, dann zur Anlage eines gesonderten Hautgewebes schreitet, sich zugleich in eine differente Ober- und Unterhälfte und in zwei symmetrische Längshälften theilt, darauf die innere Differenzirung des zukünftigen Hüll- und Füllgewebes einleitet, nun erst seinen oberen Theil in zwei sich hervorhebende Phyllome und eine neutral dazwischen bleibende Fortbildungsstätte sondert, auch hierin die Gewebesonderung vorbereitet, und zugleich aus einer hinzugetretenen zweiten Zelle seiner Basis durch die Schlusszellengruppen der hypokotylen Gewebeschichten und durch Constituirung der Wurzelhauben-Anlage zum organischen Abschluss bringt. Alles dies vollzieht sich durch solche Zelltheilungen, welche auf kürzestem Wege zum Ziele führen, ohne dass sie dabei eine überall genau gleiche Theilungsfolge festhielten.“ Diese Worte Hansteins um-

fassen aber bloss die Hauptzüge; die von ihm gebotenen Beispiele stimmen selbst in vielen hier nicht erwähnten Einzelheiten überein. Einzelne Fälle, welche in das so ins Licht tretende Schema nicht hineinpassten, (wie z. B. die Keimlinge von *Oenothera* a. a. O. Taf. V, Fig. 30, 31, 32), hat Hanstein der Menge der demselben entsprechenden gegenüber volles Recht, als Abnormitäten anzusprechen.

Trotzdem gelten diese Bestimmungen keineswegs gleichmässig durch das ganze Gebiet der Dikotylen; es giebt diesen zugehörige Pflanzen, welche die Festhaltung der erwähnten Theilungsregeln durchaus vermissen lassen, und zwar nicht nur in Bezug auf die Theilungsfolge, sondern auch auf die Gestalt und Anordnung der Zellen, die frühzeitige Differenzirung u. s. f., so dass sie während einer längern Entwickelungsperiode in mannigfacher Weise zu der bei den Monokotylen in diesen Beziehungen herrschenden scheinbaren Willkür hinneigen. Eine Pflanze, bei welcher dies in besonders hohem Grade der Fall ist, ist

Asclepias Cornuti,

welche schon im Anfang ihrer Entwickelung bedeutende Abweichungen zeigt.

Die drei obersten Zellen des Vorkeims schwellen ein wenig an, aber so wenig, dass häufig die nächsten der übrigen Vorkeimzellen ihnen an Durchmesser fast gleichkommen. Die zweite dieser Zellen erhält zuerst eine Längswand, welche sie in zwei gleiche, seitliche Hälften (Fig. 22) theilt; darauf entsteht in derselben Ebene eine Theilungswand in der obersten Zelle. Bis hierher ähnelt der Vorgang sehr dem von Hanstein bei *Nicotiana* beschriebenen, trotzdem dass Hanstein sagt, bei dieser Pflanze schwelle e i n e Endzelle des Vorkeims an, werde horizontal getheilt und erhalte gleichzeitig eine zweite angeschwollene Vorkeimzelle als Anschlusszelle; darauf theile sich die zweite Zelle von oben senkrecht, und dann die erste.

Es kommt eben nur darauf an, ob man jene Zelle, welche horizontal getheilt wird, bereits vor der Theilung als Embryo, oder ob man sie noch als Vorkeimzelle betrachtet, welche sich in zwei Vorkeimzellen theilt; für *Asclepias* erscheint mir letztere Betrachtungweise angemessener, weil diese Endzelle vor der Theilung, und weil auch ihre Tochterzellen nach derselben sich kaum oder nicht von den nächsten Vorkeimzellen, vor allem der dritten, unterscheiden. Eine scharfe Grenze zwischen diesem

und jenem Verlaufe der Embryoanlage lässt sich nicht ziehen, davon kann man sich durch einen Blick auf die Fig. 3, 4, 5 u. 6. von *Nicotiana* (Taf. V bei Hanstein) ohne Weiteres überzeugen.

Von dem jetzt erreichten Zustande aus aber schlägt die Entwickelung von *Asclepias* Wege ein, welche von dem von *Nicotiana* ebensosehr sich entfernen als von den übrigen beschriebenen Dikotylen. Auch in der dritten, der Anschlusszelle, bildet sich eine senkrechte, gleich den beiden über ihr befindlichen orientirte Wand; aber ehe noch im Embryo etwas Weiteres geschieht, schreitet diese Theilung in rechte und linke Hälfte auch in den Vorkeim hinein fort; auch die vierte, fünfte u. s. w. Zelle werden senkrecht getheilt. Nächstdem finden Quertheilungen statt; alle drei der dem Embryo zugehörigen Zellpaare, oder mindestens die zwei obern, erhalten horizontale Wände; so dass nun der Keimling aus fünf oder sechs Paaren von Zellen besteht, welche die Form einer halben Scheibe haben; Vorkeimzellen, welche an Form und Lage diesen gleich sind, schliessen sich nach unten zu an (Fig. 23).

Der nächste Schritt ist die Dermatogenbildung; von den halbscheibenförmigen Zellen wird durch eine gebogene, der äussern Begrenzung parallele Wand je ein Halbring abgetheilt; bei dem obersten Zellenpaar kommt diese Wand natürlich schräg zu liegen, so dass das Dermatogen oben schliesst (Fig. 24). Bei den, der dritten Vorkeimzelle entstammenden Zellen unterbleibt diese Theilung, oder höchstens in dem obersten Paar derselben findet eine ähnliche statt. Unmittelbar hierauf entstehen Längswände, welche die Richtung der erstentstandenen kreuzen; auch die neugebildeten Dermatogenzellen werden durch so gestellte Wände in Viertelringe getheilt.

Ich ziehe hier zur Vergleichung einige Beispiele aus früheren Arbeiten heran, welche die Entwickelung dikotyler Embryonen in ähnlicher, von dem Hanstein'schen Schema abweichender Weise darstellen.

In „Hofmeister, die Entstehung des Emb. der Phan." zeigen Taf. III. Fig. 18 und 20 b an Embryonen von *Erodium gruinum* ebenfalls die zweite Vorkeimzelle (oder die untere Tochterzelle der ersten) zuerst senkrecht getheilt; Fig 21 aber zeigt auch an der dritten Zelle die gleiche Theilung. Die Abbildung von *Loasa tricolor* welche Hofmeister in „Neue Beiträge ff. I," Taf. XXVII, Fig. 6 giebt, zeigt vier flache, nur in der Mitte senkrecht getheilte Zellen, also acht Halbscheibenzellen.

Am meisten mit *Asclepias* übereinstimmend ist der Vorgang bei *Tropaeolum*, wie ihn Hofmeister („Die Entstehung ff.“ Taf. V, Fig. 16—29) und Schacht (Botan. Zeitung Bd. XIII. Taf. IX, v. 14. Sept. 1855, Ann. d. Sc. nat., S. IV, t. 4, Taf. III und IV) in vollkommen gleicher Weise abbilden. Der Embryo dieser Pflanze besteht hiernach Anfangs aus drei Scheibenzellen, welche sich durch gleichliegende senkrechte Wände in Halbscheiben-Zellen theilen; diese sechs Zellen werden nun wiederum horizontal getheilt, so dass zwölf Halbscheibenzellen den Keimkörper zusammensetzen, an welche sich nach unten öfters auch gleichgestaltete und gleichangeordnete Vorkeimzellen anschliessen. Bis hierher also gleicht die Entwickelung von *Tropaeolum* völlig der von *Asclepias*; es wäre jedenfalls interessant, sie auch weiterhin in Bezug auf die innern Zelltheilungen zu verfolgen, was an den erwähnten Figuren nicht möglich ist. Ueberdiess hat ja auch *Tropaeolum* einen sehr merkwürdigen, massig entwickelten, mit Auswüchsen versehenen Vorkeim, an welchem der Embryo, wenigstens scheinbar, nur das Endstück eines Astes darstellt.

Von dem vorhin beschriebenen Zustande aus schreitet der Keimling von *Asclepias* dem Ziele zu, welches im Allgemeinen als das einer Dikotylen-Entwickelung zu bezeichnen ist; er thut dies aber nicht mit der Sicherheit in den einzelnen Schritten, welche wir gewöhnlich finden.

Die Binnenzellen der kotylen Keimetage, d. h. die innern Descendenzen der obersten der drei ursprünglichen Zellen, befinden sich in Allwärtstheilung; sie bleiben in Bezug auf Massenentwickelung nicht so sehr hinter der zweiten Keimetage zurück, als dies gewöhnlich bei den Dikotylen der Fall ist. (Fig. 25. u. 26.)

In letzterer herrscht die Reihentheilung; die erste senkrechte Wand, welche in den Binnenzellen entsteht, scheidet Periblem und Plerom, und diese Scheidung wird aufrecht erhalten; doch kommen bisweilen solche Verschiebungen vor, dass es in späteren Zuständen zwar in den meisten, nicht aber in allen Fällen möglich ist, die Grenze zwischen beiden Gewebepartien genau anzugeben, besonders da die Form und Grösse der Zellen noch während einer langen Periode in beiden ganz die gleiche ist. Am meisten gelten diese Bemerkungen für den untern Theil des zweiten Keimstockwerks, welcher an die Descendenzen der Anschlusszelle grenzt. Für die ganze untere Partie des Keimlings, welche den untern Theil der innern Gewebegruppen nebst deren Initialen, das untere Dermatogen, und die Wurzelhaube zu lie-

fern hat, stellt es sich als unmöglich heraus, eine genaue, bis auf die einzelne Zelle eingehende Theilungsregel aufzustellen.

Dies ist schon deswegen unmöglich, weil zwei verschiedene Exemplare nicht vollständig comparabel sind, insofern, als man eine bestimmte, einzelne Zelle des einen für identisch erklären könnte mit einer einzelnen Zelle des andern, oder eine Zellgruppe des einen, weiterentwickelten Exemplars mit Bestimmtheit identificiren dürfte mit den Descendenzen einer bestimmten Zelle des andern, jüngeren Exemplars; dies kann man zwar bei einer so regelmässigen Entwickelung, wie etwa die von *Capsella* ist, unbedenklich thun, hier aber ist es nicht nur unzulässig, sondern sogar unmöglich; denn die betr. Theile verschiedener, selbst annähernd gleichaltriger Keimlinge bieten ziemlich verschiedene Bilder.

Die Hauptursache der in dem untern Keimtheil so lange herrschenden Unbestimmtheit liegt in dem Antheil, welchen der Vorkeim an der Keimentwickelung selbst nimmt.

Auch in dem Vorkeim haben weitere Längs,- und auch noch Quertheilungen stattgefunden; bisweilen verlaufen diese so geordnet, dass (im Längsschnitt) der Vorkeim aus drei, vier oder fünf ziemlich regelmässigen Längsreihen zusammengesetzt erscheint, und in diesem Falle sieht es häufig so aus, als ob einige der innern, also der Pleromreihen des Embryo sich direct in den Träger hinein fortsetzten; in andern Fällen dagegen liegen die Vorkeimzellen ziemlich wirr, wie überhaupt die ganze Vorkeimentwickelung ausserordentlich variabel ist. (S. Fig. 25, mit sehr stark entwickeltem Vorkeim.).

Der so gebildete Träger schliesst sich mit so breiter Basis an den Embryo an, dass letzterer in manchen Fällen selbst dann noch, wenn er schon aus Hunderten von Zellen besteht, nur als das verdickte Ende eines keulenförmigen Körpers erscheint. Die Wirkung dieses Verhältnisses ist dabei dieselbe, wie in andern Fällen, wo der Vorkeim in seinem dem Embryo anhängenden Theil sich massig entwickelt, z. B. bei *Fritillaria* und bei den Gräsern: Die Scheidung zwischen Embryo und Träger einerseits und zwischen Wurzelkörper und Wurzelhaube andererseits wird in eine sehr späte Periode gerückt. Das massgebende Ereigniss für die Differenzirung im untern Keimlingsende ist die Constituirung des untern Dermatogens. Dieses wird bei einer regelmässigen Dikotylen-Entwickelung gebildet durch die untere Tochterzelle der Anschlusszelle, welche zwischen die seitlich von

ihr gelegenen, dem zweiten Keimstockwerk angehörenden Dermatogenzellen hineintritt, und später nach unten zu Haubenzellen abgiebt; es ist also definitiv gebildet, sobald die Anschlusszelle sich einmal horizontal getheilt hat. Auch bei *Asclepias* entsteht das untere Dermatogen in derselben Region, und die Zellen, welche es zusammensetzen, gehören auch hier höchst wahrscheinlich den Descendenzen der untern Hälfte der Anschlusszelle an; man ist aber selbst in einem Stadium, in welchem der obere Keimtheil bereits die Kotyledonen hervorgewölbt hat, noch nicht im Stande, alle einzelnen Zellen zu bezeichnen, welche es zusammenzusetzen bestimmt sind; nur ganz allmälig arbeitet sich aus den dort gelegenen Massen eine Reihe heraus, welche seitlich nach oben sich an das Dermatogen anschliesst, und somit sich als Dermatogen kennzeichnet, und die darunter gelegenen, nun auch ziemlich gut in Reihen geordneten Zellen als Wurzelhaube betrachten lässt. Letztere setzt sich ihrerseits überhaupt nie mit Bestimmtheit ab gegen den Vorkeim, sondern bleibt bis zu dessen Verschrumpfung ohne feste Grenze mit ihm verbunden (Fig. 26 und 27).

Sobald das untere Dermatogen sich bestimmt ausprägt, ist man auch im Stande, sich in der Initialengruppe des Wurzelvegetationspunktes zurechtzufinden, und von hier aus die Reihen beider innern Gewebegruppen zu verfolgen.

Gegen die Reife hin zeigt (Fig. 28.) der Keimling eine unter dem Vegetationspunkt ziemlich dicke, mit ein paar Zellreihen weit an den Seiten des Wurzelkörpers emporgreifende Wurzelhaube; die Initialengruppe weist nicht selten noch immer Unregelmässigkeiten in der Lagerung ihrer Zellen auf.

Die äussere Gliederung des obern Keimtheils, welche erst ziemlich spät, d. h. erst dann beginnt, wenn der Embryo schon eine ansehnliche Zellkugel von ca. 0,2 mm. repräsentirt, bietet sonst nichts Bemerkenswerthes. Die zukünftige Hauptaxe stellt kurz vor der Reife eine ziemlich breite, flache Erhebung dar, in welcher sich unterhalb des Dermatogens zwei Periblemreihen sehr deutlich unterscheiden lassen.

Die Anklänge an die Entwickelungsweise der Monokotyledonen, welche in diesem Entwickelungsgange und namentlich in der Gestaltung des untern Keimlingsendes sich zeigen, sind so in die Augen springend, dass es einer besonderen Hervorhebung derselben nicht bedarf. In manchen Punkten mit diesen zu vergleichende, wenn auch wesentlich andere Abweichungen, die indess im Ganzen nicht so bedeutend sind, zeigt die Embryoentwickelung von

Oxalis Valdiviensis Bert.

Die Betrachtung eines Embryo, in welchem eben die wichtigsten Gewebesonderungen vollzogen sind, bietet ein vollkommen regelmässiges Bild (Fig. 29.) Eine Längs- und eine Querwand theilen denselben in eine kotyle und eine hypokotyle, in eine rechte und eine linke Hälfte; die abgesonderten Dermatogenzellen hüllen ihn gleichmässig ein. Die kotyle Hälfte enthält eine einfache Lage von Binnenzellen mit mannigfaltig gestellten Wänden. Die zweite Keimetage ist, dem gewöhnlichen Verlaufe entgegen, zuerst horizontal getheilt worden, dann erst hat in den dadurch entstandenen zwei Zelllagen die Theilung in äussere (Periblem-) und innere (Plerom-) Zellen stattgefunden. Dies geht daraus hervor, dass (im optischen Längsschnitt) die Querwände in dieser Etage von dem Dermatogen bis in die Mitte continuirlich sind, während die Wände zwischen den inneren und äusseren Zellen in den zwei Lagen nicht an demselben Punkte an diese Querwände angesetzt sind, und oft auch in dem untern Zellenpaar noch fehlen, während die im oberen schon vorhanden sind, weil sie der bedeutenderen Grösse des oberen Paares wegen hier eher entstehen (Fig. 29, 30.).

Die nächste Vorkeimzelle, welche bestimmt ist, die von Hanstein Hypophyse genannte Partie aus ihrem obern Theil zu bilden, schliesst sich mit breiter Fläche der Embryokugel an, und die Haut-, Hüll-und Füllgewebezellen des untern Keimtheils sind sämmtlich auf sie aufgesetzt. Sie wird zunächst senkrecht getheilt; oft aber fällt die Wand, durch welche dies geschieht, nicht in die Mitte, und es entsteht bald darauf noch eine zweite Längswand, so dass drei einander gleiche Zellen entstehen, welche auch fernerhin als gleichwerthig erscheinen. Querwände theilen darauf diese Zellen in obere und untere; die oberen gehören von nun an dem Embryo zu, während die untern wieder dem Vorkeim zufallen, und später ein Anhängsel an der Wurzelhaube bilden.

Der Vorkeim besteht unterhalb der oben erwähnten nur noch aus einer oder zwei Zellen, welche bisweilen einfach bleiben, in andern Fällen ein- oder zweimal sich spalten; es herrscht also hier die allerwärts im Träger übliche Unbestimmtheit.

Die nachträglich dem Keimling selbst zugewiesenen Zellen ragen nach einiger Zeit, während welcher der obere Keimtheil schon die Keimblätter hervorzuwölben beginnt, aus der Lücke zwischen den untern Dermatogenzellen, in welcher sie liegen, nach oben hervor, in das Innere der zweiten Keimetage hinein; Quertheilungen zerlegen sie dann in eine obere Reihe, welche die Ini-

tialen des Periblems darstellt, und eine untere, welche das nach unten abschliessende Dermatogen ist.

Letztere erleidet nach gewöhnlich zunächst erfolgenden Längstheilungen noch eine Quertheilung, welche nach unten hin die erste Haubenreihe liefert (falls man nicht etwa geneigt ist, die obenerwähnten, noch weiter nach dem Träger zu gelegenen Zellen bereits als solche zu betrachten). Durch Tangentialtheilung der seitwärts anschliessenden, dem zweiten Keimstockwerk entstammenden Dermatogenzellen verlängert die Wurzelhaube ihre Reihen schräg aufwärts.

Die Entwickelung von *Oxalis* schliesst sich also dem allgemeinen Typus der Dikotylenentwickelung ziemlich gut an; indess enthält die soeben gegebene Beschreibung nicht nur bereits mancherlei Unregelmässigkeiten, sondern sie repräsentirt auch nur den allgemeinen Gang, welcher von den einzelnen Individuen keineswegs in Bezug auf jede einzelne Zelltheilung eingehalten wird. Vielerlei Verschiebungen, abnorm gestellte einzelne Theilungswände, lange Zwischenräume zwischen den entsprechenden Theilungen nebeneinanderliegender, gleichgeordneter Zellen sind die Ursache, dass in vielen Fällen das bekannte regelmässige Bild des Dikotylenkeimlings in allen seinen Theilen erst gegen Ende der Keimentwickelung heraustritt. Auch hier ist es wieder das untere Keimende, von dem dies vorzugsweise gilt, und es scheint auch hier wieder die Ursache in der breiten Basis zu liegen, mit welcher der Embryo dem Träger ansitzt.

Helianthus annuus.

Die frühste Entwickelung von *Helianthus annuus* schliesst sich an diejenige der meisten bekannten Dikotylen an; nur geht die Quertheilung der obersten, angeschwollenen Vorkeimzelle der Längstheilung voran, und die Längstheilung scheint meist in der obern der so entstandenen Tochterzellen zuerst zu erfolgen. Die Anschlusszelle ist schon früh beinahe so breit wie der übrige Theil des Embryo, so dass sie dessen ganze Bassis in voller Breite bildet; der Vorkeim ist sehr kurz, und besteht Anfangs meist nur aus einer Zelle. Hofmeister[1]) giebt Abbildungen solcher Zustände, welche hiermit übereinstimmen; an gleicher Stelle behandelt er die Befruchtung und Vorkeimbildung dieser Pflanze.

---

1) Hofmeister, die Entstehung d. E. d. Ph., Taf. XIII, Fig. 15—21.

Da aber von diesem Zustande an alle Zelltheilungen in der bei den Dikotyledonen gewöhnlichen Weise erfolgen, so bietet kurz vor dem Beginn der Keimblattbildung der Embryo in allen seinen Theilen das bekannte Bild einer dikotylen Pflanze in diesem Stadium: Man unterscheidet an ihm eine etwas stärker als gewöhnlich entwickelte kotyle, und eine hypokotyle Keimhälfte; letztere besteht aus zwei oder drei Periblemschichten, und (im Längsschnitt) etwa drei Pleromreihen; das Dermatogen überzieht gleichmässig die ganze Kugel. Die Anschlusszelle hat nach unten eine Zelle abgeschieden, welche Vorkeimzelle bleibt, und sich dann nochmals quer getheilt; darauf haben die beiden Tochterzellen Längstheilungen erfahren; die beiden unteren der so entstandenen vier Zellen sind leicht als die Initialen des Dermatogens, und die beiden oberen als die des Periblems zu erkennen.

Wenn der Embryo die Kotyledonen anzulegen beginnt, so wächst er stark in die Breite, so dass er ein Bild darbietet, welches dem von Hanstein Taf. V, Fig. 35 für *Oenothera* gegebenen ziemlich ähnlich ist. Die Keimblätter erreichen bald eine beträchtliche Grösse, so dass sie den Haupttheil der Masse des Embryo ausmachen, während der hypokotyle Theil sehr kurz bleibt, und fast nur in die Breite und Dicke wächst; da die Keimblätter Anfangs stark divergiren und eine concave Innenseite haben, so erhält der ganze Keimling beinahe die Gestalt eines Kahns, dessen Vorder- und Hintertheil durch die Keimblätter gebildet wird. Durch diese Umstände wird die Verfolgung der innern Zelltheilungen während dieser Periode sehr erschwert; erst einige Zeit vor der Samenreife wird sie wieder bequem möglich, weil dann die Anfertigung brauchbarer Schnitte ausführbar ist. Trotzdem lässt sich das Nöthige feststellen, was diese Periode betrifft; nämlich einerseits, dass die Wurzelhaube, ganz der Darstellung Hansteins, und für *Helianthus* speciell der Reinkes gemäss, von vorn herein durch Tangentialtheilung des Dermatogens entsteht, und durch Wiederholung derselben um neue Schichten verdickt wird; und andererseits, dass die von vorn herein angelegten, inneren Gewebesonderungen aufrecht erhalten werden. Mit der Herstellung der bis hierher erwähnten Gebilde schliesst aber die Keimentwickelung von *Helianthus* nicht ab, sondern es geschehen vor der Samenreife noch eine Reihe von weiteren Entwickelungsschritten. Dieselben betreffen zunächst das Plerom. Die axilen Reihen desselben vergrössern ihre Zellen besonders in der Querrichtung, ohne Längstheilungen zu

erleiden, so dass letztere nach und nach kubisch, dann flach, tafelförmig werden; sie verhalten sich ganz wie das Periblem. Die äussern Pleromreihen hingegen erfahren viele Längstheilungen; ihre Zellen werden infolge dessen viel kleiner, und prismatisch. Das Plerom differenzirt sich also in ein dem Rindenparenchym in Bezug auf die Form der Zellen ganz analoges Markparenchym, und einen Procambiummantel. Eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gewebeformen existirt nicht, sondern die Zellformen gehen allmälig aus dem einen Extrem der Bildung in das andere über.

Die äusserste Schicht des Pleromcylinders unterscheidet sich scharf von den übrigen: ihre Zellen haben in radialer Richtung einen ziemlich beträchtlichen Durchmesser, und einen viel dichteren Inhalt als die übrigen. Diese Schicht ist das Pericambium; dasselbe lässt sich leicht bis auf den Wurzelvegetationspunkt hinab verfolgen, wo es aus besonderen Initialen hervorgeht.

Bereits längere Zeit vor der Samenreife hört der hypokotyle Keimlingstheil auf, seiner ganzen Länge nach ein gleichmässig entwickelter Körper zu sein; die eintretende Verschiedenheit kommt auf Rechnung des Pleroms, und speciell des Markparenchyms. Die wenigen Reihen desselben vermehren sich im untersten Theil, etwa dem untersten Viertel des hypokotylen Theiles nicht; in dem obern Theil dagegen strecken sie sich lebhaft in die Breite, und erfahren mehrere Längstheilungen, nach welchen sie indess immer wieder ihre Zellen breit tafelförmig gestalten. Dadurch wird das Mark des obern Theils ein ziemlich dicker, nach unten hin kegelförmig abfallender Cylinder, während das des untern Theils ein sehr dünner Strang bleibt. Die Grenze zwischen beiden Theilen ist ziemlich scharf; der obere Theil ist das hypokotyle Glied, der untere die Radicula, wie sich auch aus dem Verhalten der Epidermis der betreffenden Theile nach der Keimung ganz deutlich ergiebt; jedoch liegt die nach diesem physiologischen Moment bestimmte Grenze meist ein klein wenig höher, als die nach dem Bau des Gefässsystems bestimmte.

Der Ansicht Reinkes, dass die Wurzel von *Helianthus* kein Mark enthalte, kann ich nicht beipflichten; es finden sich nicht nur in der Wurzel des Embryo selbst noch dicht über dem Vegetationspunkt einige Reihen weiter Zellen, welche sich bestimmt von dem sie umgebenden Procambium unterscheiden, sondern auch lange nach der Keimung durchziehen den Gefäss-

strang der Wurzel einige Reihen von weiten und dünnwandigen Zellen, welche man als Mark bezeichnen muss.

Hinwiederum ist das Pericambium in dem embryonalen Zustand der Pflanze nicht ausschliesslich der Wurzel eigen, sondern setzt sich in das hypokotyle Glied hinein fort, und verliert seinen scharf ausgesprochenen Character erst im obersten Theil desselben.

Während dieser Vorgänge im untern Theil erlangt auch der Hauptvegetationspunkt bereits eine weitergehende Entwickelung. Jene flache, neutrale Zone zwischen den Kotyledonen, welche ihn bezeichnet, erhebt sich in der Mitte ein wenig, doch kaum merklich; an den äusseren Seiten dieser Erhebung, welche die Axe darstellt, treten darauf zwei querverlaufende Höcker auf, welche sich rasch vergrössern. Diese sind die beiden ersten Stengelblätter; sie stehen so, dass sie einander opponirt sind, und mit den Kotyledonen alterniren; wir haben also eine Stellung in decussirten Paaren vor uns. Unter dem von allen Seiten her durch die Kotyledonen ausgeübten Druck berühren sich diese beiden Blätter bald mit ihren Innenflächen oberhalb der Axe, und für letztere bleibt nur ein schmaler Raum zwischen ihrer Basis. In diesem Raume erscheint sie abermals als sehr geringe Erhebung von ovaler Gestalt, weil eben von den Seiten der ersten Stengelblätter her zusammengedrückt; doch diesmal natürlich so, dass die grosse Axe des Ovals die gemeinsame Ebene der beiden sich berührenden Kotyledonen unter rechtem Winkel schneidet. Kurz vor der Reife treten gewöhnlich noch die entgegengesetzten Seiten dieses Ovals als leichte Höcker hervor, so dass sie als ein neues decussirtes Blattpaar, das dritte und vierte Stengelblatt, zu erkennen sind. Zwei zunächst unter der Epidermis gelegene Reihen des Meristems, welches die Axen-Erhebung zusammensetzt, sind ziemlich regelmässig angeordnet, und tragen den Character des Periblems an sich.

Das Procambium ist unterdessen kein ringsum gleichförmig entwickelter Mantel geblieben; gewisse Längsstreifen dieses Mantels haben sich stärker entwickelt, als die zwischen ihnen liegenden Streifen, und sind als Anlagen von Fibrovasalsträngen kenntlich. Dies ist in der Radicula mit vier Streifen, im hypokotylen Glied mit sechs der Fall; in derselben Höhe, wo die zahlreichen Markzellreihen des hypokotylen Gliedes sich ziemlich plötzlich auf die sehr wenigen in der Wurzel reduciren, wo also die innere Weite des Procambiummantels schnell auf ein sehr geringes Mass herabsinkt, wird letzterer nahezu kreisförmig,

während er oberhalb sechskantig ist, und zwei gegenüberliegende der sechs stärker entwickelten Procambiumstreifen hören auf; die vier hingegen, welche die vierkantige Säule des Wurzel-Gefässsystems zusammensetzen, kann man als die Fortsetzung der vier übrigen bezeichnen, obgleich sie nicht völlig ungestört durch das Collum hindurch sich fortsetzen.

Aus den vier Procambiumsträngen der Wurzel entwickelt sich zunächst der Xylemtheil des Wurzel-Gefässsystems; während und nach der Keimung werden etwas weiter nach aussen, den Zwischenräumen zwischen jenen vier entsprechend, vier Phloëmstreifen angelegt; eine Cambiumzone zieht sich zwischen diesen beiden Theilen des Gefässsystems hin.

Je zwei der sechs Procambiumstränge des hypokotylen Gliedes biegen in den entsprechenden Kotyledon ein, und verlaufen im untern Theil desselben parallel zu beiden Seiten seiner Medianebene. Die beiden übrigen liegen in dem hypokotylen Glied so, dass ihre geradlinige Fortsetzung gerade in die Berührungsebene der Kotyledonen, in die Spalte zwischen denselben, hineinfallen würde; sie können also eine solche Fortsetzung nicht haben, sondern spalten sich ein wenig unterhalb der Ursprungsstelle der Kotyledonen, und in jeden der letzteren tritt, sich stark nach aussen biegend, je ein Ast von ihnen, welcher näher dem äussern Rande der Keimblätter parallel mit den beiden mittleren Strängen aufsteigt. Jeder Kotyledon hat also zwei mittlere und zwei seitliche Stränge in seiner Basis; je einer dieser seitlichen Stränge ist die Hälfte eines Stranges im hypokotylen Glied, dessen andere Hälfte auf der entsprechenden Seite in dem anderen Kotyledon verläuft. Die Reinke'sche Darstellung (a. a. O. S. 6), welche die Stränge des hypokotylen Gliedes bis auf die Wurzel hinab Blattspurstränge, und die Kotyledonen dreispurig nennt, stimmt hiermit nicht ganz überein; es scheint mir unter den gegebenen Verhältnissen gerathener, dem hypokotylen Glied ein eigenes und eigenthümliches Gefässsystem zuzuschreiben, mit welchem aber die Stränge der Kotyledonen unmittelbar an deren Basis in enger Verbindung stehen. Diese Auffassung wird durchaus überzeugend dadurch, dass an der nämlichen Stelle von allen sechs Strängen des hypokotylen Gliedes Aeste abgehen, welche in die Terminalknospe eintreten, und in deren Basis, dem ersten Internodium, das nämliche Sechseck wiederholen. Hat sich später die Knospe weiter entwickelt, so erscheinen diese Aeste durchaus als die directe Fortsetzung der hypo-

kotylen Stränge, und die davon ab- und in die Kotyledonen einbiegenden als untergeordnete, als Aeste.

Es erübrigt nun noch nach der Entstehungsweise der Procambiumbündel zu fragen. Diese weist uns sowohl in der Wurzel, als auch im hypokotylen Glied auf das Pericambium hin. In der Wurzel sind es gewöhnlich auf dem Querschnitt viermal je zwei nebeneinanderliegende Zellen desselben, welche sich durch tangentiale Wände theilen. Die äussern beiden der so entstandenen Zellen bleiben Pericambiumzellen, und strecken sich wieder in radialer Richtung; die innern theilen sich durch Längswände in eine grössere Anzahl enger Procambiumzellen. Auf diese Weise bilden sich an vier Seiten des Anfangs cylindrischen Procambiums längsverlaufende Leisten, welche durch Wiederholung des nämlichen Processes immer dicker werden, und dabei das sie abscheidende Pericambium immer weiter nach aussen drängen.

In dem hypokotylen Glied geschieht an sechs Stellen des Umfangs ganz dasselbe; nur ist es eine grössere Anzahl von Pericambiumzellen, welche sich gleichzeitig an derselben Stelle des Querschnittes tangential theilt; die in der Mitte dieser Gruppe gelegenen Zellen theilen sich am häufigsten, und so springt nach einiger Zeit eine breite, nach aussen bogenförmig begrenzte Leiste, immer wieder von dem Pericambium überzogen, an sechs Stellen des Umfangs des Procambiumcylinders nach aussen vor. Auch die zwischen den sechs Längsleisten gelegenen Theile des Pericambiums haben an einzelnen Stellen schon vor der Samenreife angefangen, durch die nämliche Theilungsweise Interfascicularcambium zu liefern.

In dem obersten Theil des hypokotylen Gliedes verliert das Pericambium seinen Character, indem die dasselbe fortsetzenden Reihen sich von den übrigen, parenchymatischen, nicht unterscheiden, und deswegen entstehen hier, wie auch in den Keimblättern, die Procambiumstränge auf etwas andere Weise. Nachdem das regellose Urmeristem, welches auf den frühesten Stadien diese Theile bildet, sich in Reihen geordnet hat, zerfallen eine Anzahl von diesen, welche dort gelegen sind, wo später ein Fibrovasalstrang liegt, durch Spalttheilung in mehrere engere Reihen, welche nun einen Procambiumstrang bilden. Diese Reihen unterscheiden sich vorher in keiner Weise von den übrigen, parenchymatisch bleibenden Zellreihen. Man kann sogar beobachten, dass eine einzelne Reihe parenchymatischer Zellen, welche

ihren Nachbarn vorher vollkommen gleicht, sich in eine Anzahl enger Reihen spaltet, und so ganz allein einen dünnen Procambiumstrang liefert, wie solche in den Zwischenräumen zwischen den grössern Strängen angelegt werden, und als deren Verzweigungen auftreten.

Mit dem Zustande, welcher aus den geschilderten Vorgängen in den verschiedenen Theilen der Pflanze resultirt, schliesst nun die Entwickelung des Embryo durch die eintretende Samenreife ab.

Rückblick,

und Verhältniss zu Hansteins Resultaten.

Es sei jetzt gestattet, die wesentlichsten Ergebnisse vorstehender Untersuchungen zusammenzustellen, und namentlich hierbei zu erörtern, in welchem Verhältniss dieselben zu den bisherigen Anschauungen über den Gegenstand stehen; vor Allem also, inwieweit die von Hanstein aus der Entwickelung der von ihm untersuchten Pflanzen abstrahirten allgemeinen Sätze auch auf die hier behandelten Pflanzen anwendbar sind.

Wie von vorn herein zu vermuthen, gelten die meisten dieser Sätze auch für die Mehrzahl der von mir untersuchten Entwickelungsreihen; eine Anzahl jener Sätze aber ist nur in modificirter Form, oder überhaupt nicht auf dieselben anwendbar, so dass von ihrer Allgemeingiltigkeit für das Gebiet, auf welches sie sich ursprünglich beziehen, abgesehen werden muss.

1. Was die Eintheilung der embryonalen Entwickelungsperiode betrifft, so dürfte sich eine solche in vier Abschnitte empfehlen; dieselben würden umfassen:

a, die Entwickelung einer Zellkugel;

b, die Anlegung der Kotyledonen;

c, ein blosses Wachsthum mit Weiterausbildung der vorhandenen Glieder;

d, die Entwickelung der Terminalknospe, die Differenzirung von Wurzel und hypokotylem Glied, und die Anlegung des Gefässsystems.

Nicht jede Pflanze durchläuft vor der Samenreife sämmtliche vier Phasen; es giebt sogar solche, welche nicht einmal die erste ganz durchlaufen, vielleicht schon in deren Anfang stehen bleiben, wie z. B. *Monotropa*, welche (nach Hofmeisters Angabe) bei der Samenreife nur aus zwei Zellen besteht; die Orchideen bleiben gleichfalls in der ersten Phase, die Mehrzahl der Dikotylen

bleibt in der dritten stehen. Da indess eine Anzahl von Pflanzen (S. oben *Helianthus*) die hier in den vierten Abschnitt gestellten Vorgänge noch in die embryonale Entwickelung verlegt, so erscheint es immerhin wünschenswerth, dass letztere auch in der Eintheilung dieser Periode, welche ja auf alle der betr. Gruppe angehörigen Pflanzen passen soll, einen Platz finden.

Den dritten und vierten Abschnitt zu vereinigen, dürfte nicht rathsam sein, weil die Processe, welche in dem vierten Abschnitt zusammengefasst sind, von denen des zweiten durch einen langen Zeitraum getrennt sind, während dessen der Embryo sich sehr vergrössert und verändert, aber ohne neue Glieder anzulegen.

2. Zwischen den Monokotylen und Dikotylen giebt es in Bezug auf die embryonale Entwickelung nur einen Unterschied, welcher durchschlagend ist: nämlich dass die Monokotylen ein, die Dikotylen zwei Keimblätter bilden, und deshalb bei letzteren die Terminalknospe in der geometrischen Axe des Keimlings, bei ersteren dagegen seitlich gelegen ist. Natürlich muss man in Bezug auf diese Unterscheidung noch absehen von einigen sich anormal entwickelnden Dikotyledonen, welche eines ihrer Keimblätter entweder gar nicht, oder nur rudimentär entwickeln, wie *Cyclamen*, *Corydalis*, und *Trapa ratans*. Alle andern Unterschiede sind theils nur quantitativer Natur, theils erstrecken sie sich nicht durch das ganze Gebiet, auf das sie sich beziehen sollten.

a. In Bezug auf die Abgliederung des Embryo vom Vorkeim, und die ersten Theilungsvorgänge kommen zwischen den beiden extremen Typen, von welchen der eine vorzugsweise den Monokotylen, der andere vorzugsweise den Dikotylen zukommt, verschiedene Uebergangsformen vor. Es finden sich Monokotylen, welche den vorzugsweise den Dikotylen zukommenden Typus der frühsten Entwickelung fast rein an sich tragen (*Ornithogalum nutans*); andere, welche davon wenigstens das anfängliche Anschwellen von nur einer Vorkeimzelle als Keimmutterzelle zeigen, und diese entweder ebenfalls in vier Quadrantenzellen theilen (*Hemerocallis lutea*), oder gleich von vorn herein Theilungen durch schräge, in ihrer Richtung minder fest bestimmte Wände vornehmen (*Atherurus ternatus*, Orchideen). Hinwiederum giebt es unter denjenigen Dikotylen, welche jene Zelle zuerst horizontal theilen, solche, bei denen diese Theilung bereits zu einer Zeit eintritt, in welcher diese Zelle sich von den übrigen Vorkeimzellen nur wenig (*Nicotiana Tabacum*), oder noch so gut wie

gar nicht unterscheidet *(Asclepias Cornuti, Tropaeolum)*, ja sogar noch einige Zeit nachher mit diesen weiteren Vorkeimzellen ein ganz gleiches Schicksal ihrer Tochterzellen zeigt, indem alle diese Zellen in gleicher Weise senkrecht getheilt werden; also Dikotylen, in Bezug auf welche man guten Grund hat, zu sagen, dass drei endständige Vorkeimzellen in die Bildung des Embryo eingehen. Noch mehr nähern sich manche dieser Dikotylen dem monokotylen Verfahren dadurch, dass noch vor der Dermatogenbildung eine weitere Quertheilung dieser drei, nun längsgetheilten Zellen in zwölf Halbscheibenzellen stattfindet.

Also auch der Zeitpunkt der Dermatogenabgliederung begründet keinen durchgreifenden Unterschied; denn während bei den soeben erwähnten Dikotylen dasselbe später zu Stande kommt als bei den meisten übrigen, ist es bei manchen Monokotylen sehr früh schon gesondert (*Ornithogalum* u. A.).

b. Es giebt zwei wesentlich verschiedene Verfahrungsweisen des Keimaufbaues in Bezug auf die Differenzirung. Das eine Verfahren besteht darin, dass jeder einzelnen Zelle, sobald sie als Zellindividuum existirt, bereits für sie und ihre Nachkommenschaft eine ganz bestimmte Stelle und Aufgabe in dem gegenwärtigen und spätern Organismus zugewiesen ist; dass z. B. das Plerom des hypokotylen Theils aus den vier innersten von denjenigen zwölf Zellen hervorgeht, welche in einem sehr frühen Stadium diesen Theil zusammensetzen. Das Plerom des hypokotylen Theils besteht also für die ganze Lebensdauer der Pflanze aus vier Zellfamilien; nennen wir deshalb dieses Verfahren, welches ja für die übrigen Gewebe in derselben Weise angewendet wird, die Familienwirthschaft. Der am vollkommensten durchgeführte Typus desselben ist die Entwickelung von *Capsella* nach der Beschreibung Hansteins; aber auch die übrigen von Hanstein behandelten Dikotylen, sowie noch viele andere, z. B. *Helianthus annuus*, *Stellaria media*, führen dieses Verfahren durch, allerdings mit mehr oder weniger Regelmässigkeit in der Theilungsfolge, und in verschiedenen Varianten, deren dasselbe, bei treuer Festhaltung des Princips, sehr wohl fähig ist.

Das Wesen des zweiten Verfahrens, welches in der Entwikkelung des thierischen Eies die weiteste Ausbildung erfährt, besteht darin, dass zunächst die Absicht der nach Ort, Zahl, Richtung und Folge durchaus unbestimmten Zelltheilungen lediglich dahin geht, eine grössere Anzahl indifferenter Zellen als Baumaterial des künftigen Organismus herzustellen. Erst später werden in

bestimmten Regionen dieser Masse bestimmte Zelltheilungsrichtungen vorherrschend, dann alleinherrschend, und dadurch treten die sich bildenden Descendenzen von grösseren Gruppen bereits vorhandener Zellen zu einer speciellen Gewebeform, und damit zu gemeinschaftlicher Arbeit zusammen. Dabei bleibt ihre, überhaupt längst schon nicht mehr festzustellende Abstammung unberücksichtigt, so dass Zellen derselben Familie verschiedenen Gewebeformen, und Zellen verschiedener Familien derselben Gewebeform zugetheilt werden. Wir wollen dieses Verfahren mit Hanstein Genossenschaftswesen nennen. Der ausgeprägteste Typus desselben ist *Leucojum aestivum*; ferner tritt es auf in der Entwickelung von *Iris Gueldenstädtiana*, *Juncus glaucus*, im mittlern und obern Keimtheil von *Ornithogalum nutans* während der zweiten und dritten Entwickelungsperiorde, und bei den Orchideen; unter den von Hanstein beschriebenen Entwickelungen besonders bei *Funkia*, *Antherurus* und *Brachypodium*. Im Allgemeinen also ist die Familienwirthschaft bei den Dikotylen, das Genossenschaftswesen bei den Monokotylen vorherrschend. Aber einerseits giebt es zwischen beiden Verfahrungsarten Uebergänge und Mittelformen; andererseits tritt auch entweder in einzelnen Entwickelungsperioden, oder in einzelnen Theilen des Embryo bei den Dikotylen das Genossenschaftswesen, bei den Monokotylen die Familienwirthschaft ganz rein auf. Die kotyle Keimetage aller Dikotylen entwickelt sich mit Ausnahme ihres Dermatogens durchgängig nach dem Genossenschaftsprincip; aber während eines langen Zeitraumes tritt dasselbe bei *Asclepias Cornuti* auch in der zweiten Keimetage und dem aus der Anschlusszelle stammenden Theil auf; und auch bei *Oxalis Valdiviensis* ist die Familienwirthschaft nicht rein durchgeführt. Die Differenzirung des Procambiums und Markparenchyms aus dem Plerom erfolgt, wie an *Helianthus* gezeigt, gleichfalls nach dem Genossenschaftsprincip. Andererseits bietet Hansteins gründliche Darstellung der Entwickelung von *Alisma* ein Beispiel von reiner Familienwirthschaft in der Ausbildung des ganzen hypokotylen Theils einer monokotylen Pflanze; desgleichen herrscht die Familienwirthschaft bei *Ornithogalum* in der frühesten Entwickelungsperiode allenthalben, in den weiteren in den Descendenzen der Anschlusszelle. Der Gegensatz zwischen diesem und jenem Verfahren zeigt sich meist am schärfsten in der Ausbildung des untern Dermatogens.

Der Vorkeim, welcher selbst in seiner Gestaltung und Zelltheilungsweise meist sehr variabel ist und unbestimmt verfährt,

scheint hierauf von Einfluss zu sein; denn je massiger derselbe sich entwickelt, und mit je breiterer Basis er sich dem Embryo anschliesst, desto mehr entbehrt im Allgemeinen letzterer in seinem unteren Theil eines bestimmten, specialisirten Theilungsgesetzes, d. h. desto mehr neigt er der Entwickelung auf dem Wege des Genossenschaftswesens zu (*Asclepias*, *Fritillaria*, Gramineen, Orchideen).

3. Die Orchideen nehmen in Bezug auf Keimentwickelung im Gebiet der Monokotylen, ja der Phanerogamen überhaupt eine ganz exceptionelle Stellung ein; die Hansteinschen Sätze sind auf sie, mit Ausnahme einiger weniger, welche sich auf den Anfang der Entwickelung beziehen, gar nicht anwendbar. Ihr Embryo entwickelt sich vor der Samenreife nur als regellose Zellmasse; während der Keimung geht er in ein Knöllchen über, welches assimilirt, aus der inzwischen gebildeten Epidermis des obern Theils Wurzelhaare treibt, und aus einer, oder auch mehreren an seiner Oberfläche entwickelten Knospen, oder von diesen aus gebildeten Axillarknospen entweder eine gewöhnliche beblätterte Axe, oder ihm selbst ähnliche Knöllchen austreibt. Der Embryo bildet keine Hauptwurzelanlage, keinen Kotyledon, und gelangt zu keiner symmetrischen innern Differenzirung. Der untere Theil, d. i. der Keimanhang, geht nach einiger Zeit zu Grunde.

4. Dass der Vegetationspunkt der Monokotylen in allen Fällen an der Grenze der ersten und zweiten Keimetage liege, wird durch die Entwickelung von *Juncus glaucus* sehr unwahrscheinlich gemacht.

5. Es giebt Monokotyledonen, deren Plerom kein selbständiges Gewebesystem ist. Dasselbe ist in diesen Fällen (*Juncus*, *Luzula*) nicht nur nicht bestimmt gegen das Periblem abgegrenzt, sondern besitzt auch keine eignen Initialen im Wurzelvegetationspunkt; sondern eine gleichmässige Initialengruppe liefert nach oben hin gleichmässig gebildete Zellreihen, deren mittelste sich in grösserer oder geringerer Entfernung vom Vegetationspunkt in engere Zellreihen spalten, und zwar die central gelegene Reihe zuerst. Später wandelt sich eine dieser so gebildeten engen Zellreihen in ein Gefäss um; mehrere andere folgen, und bilden einen axilen Strang; bei *Juncus* bleibt es allerdings theils bei einem, theils zwei oder drei Gefässen. In frühen Entwickelungsperioden finden sich auch bei solchen Monokotylen, welche später ein selbständiges Plerom besitzen, ähnliche Verhältnisse,

und die phylogenetische Entwickelung des Pleroms muss man sich jedenfalls als auf diesem Wege erfolgt vorstellen. Die Bildung des Pleroms in den Kotyledonen erfolgt übrigens überall auf analoge Weise.

6. Die Wurzelhaube ist nicht in allen Fällen eine „Wucherung des Dermatogens," wie Reinke dieselbe nennt. Bei *Juncus* und *Luzula* ist sie durch eine Cuticula von dem Dermatogen getrennt, und wird durch ihre eigene innerste Schicht, welche an jener Cuticula anliegt, und ein ächtes Kalyptrogen ist, regenerirt. Das Dermatogen theilt sich niemals tangential. Auch im embryonalen Zustand wird die Wurzelhaube nicht von dem Dermatogen abgeschieden, sondern sie entsteht aus derjenigen Gewebepartie, welche bereits unterhalb des untern Dermatogens vorhanden ist, wenn dieses sich constituirt, und löst sich leicht von diesem Dermatogen ab. Auch bei *Funkia*, *Leucojum*, *Iris* und vielen andern Monokotylen, ja sogar bei *Asclepias* ist bereits eine Wurzelhaube vorhanden, wenn das untere Dermatogen aus der indifferenten Zellenmasse erst herausgestaltet wird; nur wird sie in den meisten dieser Fälle später durch dieses Dermatogen, nicht durch ein Kalyptrogen, regenerirt.

Beide Bildungsweisen der Wurzelhaube sind keineswegs unvermittelt; denkt man sich an dem von Reinke gewählten Beispiel der Hauptwurzel von *Helianthus* die Tangentialtheilung des untern Dermatogens eingestellt, und lediglich die Vegetation der innersten von denjenigen, sich gleichfalls häufig tangential theilenden Schichten, welche Reinke „Säule der Wurzelhaube" nennt, lebhaft fortgesetzt, so würde diese Schicht gleichfalls ein ächtes Kalyptrogen, und jene Bildungsweise der Wurzelhaube in diese übergeführt sein.

7. *Juncus glaucus* besitzt nicht nur als ruhender Embryo, sondern auch noch längere Zeit nach der Keimung keine Hauptaxenanlage, und vegetirt bis zu deren Herstellung als ein äusserlich und innerlich gleichförmig gebautes, cylindrisches Gebilde mit einer Hauptwurzel, also als Thallom. Aber auch nachdem letzteres sich in Kaulom und Phyllom, in hypokotyles Glied und Kotyledon differenzirt hat, indem von einer kurz oberhalb des Wurzelhalses gelegenen Stelle der Oberfläche eine Weiterentwikkelung ausging, besitzt die Pflanze keinen Vegetationskegel, überhaupt keine selbständige Fortbildungsregion; sondern letztere ist auf eine sehr kleine Zellgruppe reducirt, welche in die Bildung des jeweilig jüngsten Blattes mit eingeht, und einen inte-

grirenden Theil desselben darstellt, welcher am Grunde an seiner innern Seite gelegen ist. Jedes neue Blatt geht aus dem Grunde des vorigen auf ganz dieselbe Weise hervor, wie das erste (den Kotyledon nicht mitgezählt) aus dem Grunde jenes cylindrischen Thalloms. Das jeweilig jüngste Blatt ist also stets als Thallom zu betrachten, denn sein oberer Theil wird später Blatt, während die Region unmittelbar an seiner Basis Axe wird. Dieser Vorgang scheint mir den Schlüssel zum Verständniss der Bildung aller monokotylen Embryonen zu enthalten; denn es wiederholt sich hier nur zu verschiedenen Malen das, was bei der ersten Anlage der Terminalknospe jeder monokotylen Pflanze geschieht, aber nur e i n m a l geschieht. Die Bildung des obern Vegetationspunktes aus dem ursprünglichen Thallom heraus ist hier ganz dieselbe, wie bei jeder monokotylen Pflanze; aber auch die Bildung des zweiten Blattes aus dem ersten heraus ist dieselbe, u. s. f. Jeder monokotyle Embryo ist bis zu einem gewissen Stadium ein Thallom, ein homogenes Gebilde, welches Blatt und Axe zugleich ist, und sich später in diese beiden Theile zerlegt, gerade so, wie auch die junge *Juncus*-Pflanze noch eine Weile nach der Keimung ein solches Thallom ist, welches von dem obern Ende bis zum Collum durchaus seinem ganzen Baue nach als morphologische Einheit aufgefasst werden muss; aber auch jedes weitere Blatt ist bei *Juncus* in der frühesten Zeit ein solches Thallom. Bei allen Monokotylen ist diejenige Zellgruppe, welche den obern Vegetationspunkt darstellt, zuerst ein integrirender Theil jenes Thalloms, an der Seitenfläche desselben gelegen; aber bei den meisten nimmt sie schon bei der Anlage des ersten Blattes eine selbständige Entwickelung, und wölbt sich entweder als Vegetationskegel vor, oder bleibt wenigstens eine selbständige, flache Region, an welcher seitlich die neuen Blätter hervorsprossen, welche aber nicht in deren Bildung mit eingeht. Bei *Juncus* unterbleibt diese selbständige Entwickelung der Region des Vegetationspunktes, mindestens vorläufig, ganz; aber auch bei den übrigen Monokotylen tritt sie nicht überall gleich schnell und gleich prägnant auf; bei vielen ist die Entwickelung des ersten Stengelblattes dem Vorgang bei *Juncus* noch ganz ähnlich. So z. B. erhebt sich bei *Leucojum*, *Ornithogalum*, *Alisma*, *Brachypodium* aus der seitlich am Embryo entstandenen Vertiefung ein Höcker, welcher später in zwei zerfällt; der äussere, bei Weitem grössere von diesen wird das erste Stengelblatt, der innere, viel kleinere, der Vegetationskegel; solange also jener erste Höcker

noch ungetheilt ist, ist er dem grössten Theil seiner Masse nach das erste Blatt (S. Fig. 6). Bei *Leucojum* entsteht auch das zweite Blatt noch auf ganz ähnliche Weise; d. h. jener kleinere, innere Höcker ist wiederum seiner Hauptmasse nach das zweite Blatt, und nur seinem kleineren Theile nach Axe; aber bei der Weiterentwickelung gewinnt der Vegetationskegel den jeweilig jüngsten Blättern gegenüber immermehr an Ausdehnung und Selbständigkeit.

Die Art und Weise des Axenwachsthums von *Juncus glaucus* bildet einen extremen Fall solchen Wachsthums, nämlich denjenigen, welcher den Uebergang bildet zu einer blos thallomatischen Vegetationsweise, ohne Differenzirung in Blatt und Axe, wie wir in tieferstehenden Pflanzenclassen Beispiele genug für eine solche finden. Denken wir uns ein Thallom, aus welchem seitlich ein anderes hervorsprosst, welches später aus einer, in Beziehung auf jenes erste bestimmten, Stelle seiner Oberfläche ein drittes erzeugt, so haben wir ein Bild der Vorgänge bei *Juncus*; aber in dieser Fixirung desjenigen Punktes, von welchem die Weiterentwickelung ausgehen soll, ist bereits der erste Schritt zu einer Vegetationsweise mit Axe geschehen; nimmt nun die Region dieses Punktes eine selbständige Entwickelung, durch welche sie in Gegensatz zu den Blättern tritt, so erlangt diese Vegetationsweise eine immer vollkommnere Ausbildung.

Nun stellt sonder Zweifel das Thallomwachsthum eine tiefere und somit frühere Stufe in der Entwickelungsreihe des Pflanzenreiches dar, als das Axenwachsthum; denn erst aus der weitern Differenzirung von Thallomen konnten Kaulome und Phyllome hervorgehen. Die in irgend welcher früheren Periode lebenden Vorfahren unserer mit Axe wachsenden Pflanzen sind also jedenfalls blosse Thallompflanzen gewesen. Da nun die ontogenetische Entwickelung jedes Organismus eine gedrängte Wiederholung der phylogenetischen Entwickelung seiner Art darstellt, so müssen wir es ganz natürlich finden, dass jede monokotyle Pflanze sich in ihrer frühesten Periode nach dem Princip des Thallomwachsthums entwickelt, und dass erst darnach, und zwar bei der einen Art früher, bei der andern später, das Princip des Axenwachsthums zum Durchbruch kommt, welches die höhere Entwickelungsform darstellt, welche erst von den späteren Generationen der Vorfahren erreicht werden konnte; müssen es also auch natürlich finden, wenn bei einer verhältnissmässig tiefstehenden Art wie *Juncus*, letzteres Princip während der ganzen Jugendperiode der Pflanze nur in seinen ersten Anfängen zur Anwendung kommt. (Die späteren

Lebensperioden von *Juncus* habe ich leider noch nicht untersuchen können.)[1])

Hiermit scheint mir ein besserer Gesichtspunkt für das Verständniss des monokotylen Embryo gewonnen zu sein, als derjenige ist, welchen Strassburger[2]) geltend gemacht hat. Strassburger betrachtet als den Urtypus der Phanerogamen den Embryo der Archispermen; dieser ist bis zu einem gewissen Punkte der Entwickelung gleichfalls als Thallom zu betrachten, und dem monokotylen Embryo ähnlich; aber an ihm wird das obere Ende zum Vegetationskegel, die Keimblätter sprossen darunter hervor, wie an jeder vegetativen Knospe, und das ursprüngliche Thallom nimmt somit seiner ganzen Länge nach den Character des Kauloms an, weil es nun im Verhältniss zu den seitlich hervorgetretenen Blättern die Rolle der Axe spielt. Da sich nun Strassburger sowohl den monokotylen, als den dikotylen Embryo aus diesem Typus entwickelt denkt, und zwar ersteren so, dass eines jener seitlich hervorsprossenden Keimblätter durch überwiegende Entwickelung den Vegetationspunkt bei Seite drängte, und den sichtbar werdenden Beginn seiner Thätigkeit immer mehr verspätete, so erklärt er die ontogenetische Entwickelung des monokotylen Keimes für einen Fall von „verfälschter Entwickelung" welche seiner phylogenetischen nicht entspreche, und durch „nachträgliche Anpassung" entstanden sei. Dieser Deutung widerspricht nicht nur der Umstand, dass der spätere Kotyledon mit dem

---

1) Es dürfte hier die Bemerkung eine passende Stelle finden, dass auch in Bezug auf Embryoentwickelung sich in tieferstehenden Gruppen des Pflanzenreichs sehr in die Augen springende Analogien zu den Phanerogamen finden. Dies ist besonders bei den Lebermoosen der Fall. Die Eizelle von vielen derselben (z. B. *Pellia epiphylla, Metzgeria furcata, Frullania Dilatata)* wird durch eine horizontale Wand in zwei Theile zerlegt, deren unterer den Fuss des spätern Sporogoniums, das Analogon des Vorkeims, oder noch besser des Keimanhangs der Gräser und Orchideen, aus sich entwickelt; die obere Halbkugelzelle theilt sich mehr oder minder genau in Quadranten-, dann in Octantenzellen; ihre Nachkommenschaft hat zwar längere Zeit hindurch ein bevorzugtes Spitzenwachsthum, aber nicht mit einer, sondern mit vier Scheitelzellen; stellen letztere ihr bevorzugtes Wachsthum ein, so gehen aus ihnen meist in ganz derselben Weise, wie bei den Dikotylen das Dermatogen des kotylen Keimtheils, durch eine der Aussenfläche parallele Wand die Mutterzellen der Kapselwand hervor. Mittlere Alterstufen dieser Sporogonien sind vielfach, äusserlich und innerlich, gleich alten Embryonen der Gräser oder Orchideen zum Verwechseln ähnlich. Man vergleiche hierüber besonders die Abhandlung von Kienitz-Gerlof, Bot. Zeitung 1874, No. 11 ff.

2) Strassburger, über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. (Antrittsrede). Jena, 1874. S. 15.

spätern hypokotylen Glied eine morphologische Einheit bildet, welche derjenigen der Archispermen, die später in ihrer ganzen Ausdehnung zum Kaulom wird, vollkommen entspricht; dass also von einem seitlichen Hervorsprossen des Kotyledon aus der präexistenten Axe auch nicht die geringste Spur zu finden ist; sondern wir haben diese Deutung, welche unter allen Umständen sehr viel Ungewöhnliches und Unwahrscheinliches behalten würde, gar nicht nöthig. Es giebt von dem primitiven Thallom aus zwei verschiedene Wege, zu einem Axenwachsthum zu gelangen. Auf dem einen Wege übernimmt der obere Endpunkt die Rolle des Vegetationspunktes, die Keimblätter sprossen als secundäre Organe seitlich unterhalb desselben hervor, und das ganze Thallom wird zum Kaulom; dies ist der Weg der Archispermen. Im andern Falle übernimmt ein an der Seitenfläche gelegener Punkt die Rolle des Vegetationspunktes, ein neues, dem ersten gleichwerthiges Organ erzeugend; das ursprüngliche Thallom zerfällt in Kaulom und Phyllom, und letzteres, das Keimblatt, ist Primärorgan; dies ist der Weg der Monokotylen. Einer thallomatischen Pflanzenform, welche vorzugsweise ein unbegrenztes Spitzenwachsthum besass, musste der erstere Weg der höhern Entwickelung näher liegen; eine solche, welche bei begrenztem Spitzenwachsthum vorzugsweise durch wiederholte seitliche Sprossungen wuchs, musste den zweiten Weg einschlagen. Wir würden also bei dieser Betrachtungsweise die Embryoentwickelung von jeder dieser beiden grossen Gruppen als ein gedrängtes Bild ihrer historischen Entwickelung ansehen können. Die Bildung des dikotylen Embryo schlägt einen Mittelweg ein. Auch dieser ist Anfangs ein Thallom, denn er hat keinen obern Vegetationspunkt; ein Vegetationspunkt, welcher noch nicht vegetirt, ist eben keiner, oder höchstens ein zukünftiger. Will man nun die Anlegung der Keimblätter bereits einer Thätigkeit des obern Vegetationspunktes zuschreiben, so sind die Keimblätter Secundärorgane, welche aus dem primären Kaulom hervorsprossen, und die Entwickelungsweise lässt sich ohne Weiteres auf den Typus der Entwickelung der Archispermen zurückführen; betrachtet man dagegen die Kotyledonen als dem hypokotylen Theil gleichbürtige Primärorgane (was mir angemessener erscheint), so datirt die Thätigkeit des obern Vegetationspunktes erst von seiner Hervorwölbung als Vegetationskegel, oder der Anlegung der ersten Stengelblätter ab; der ganze Embryo muss bis zu diesem Zeitpunkte als Thallom aufgefasst werden, und die ganze Ent-

wickelungsweise tritt dem zweiten der oben behandelten Typen weit näher.

Die Frage, ob bei den Monokotylen (je nachdem auch bei den Dikotylen) die Axe, ob der Kotyledon präexistent sei, ist durch das Gesagte eigentlich bereits erledigt. Dass die Axe vor dem Kotyledon existire, kann nicht behauptet werden, denn ihr fehlt der obere Vegetationspunkt; etwas wie ein Umwachsen der vorher vorhandenen Axenspitze durch den Kotyledon habe ich nirgends gesehen. Hingegen lässt sich nicht leugnen, dass der Kotyledon bereits vor dem Beginn der Thätigkeit des Vegetationspunktes existirt; er ist z. B. in dem prägnanten Fall von *Juncus* bereits vor dieser Zeit ein langes, cylindrisches Gebilde, welches assimilirt und sich durch intercalares Wachsthum vergrössert, und nach dieser Zeit weder äusserlich noch innerlich eine wesentliche Veränderung erfährt; er existirt also vorher: er existirt aber nicht als Kotyledon, sondern als Theil eines Thalloms, welcher erst durch den Eintritt der Thätigkeit des Vegetationspunktes zum Kotyledon, d. i. zum Phyllom, zum hörigen Organ wird, weil er erst jetzt in einen Gegensatz tritt zum untern Theil des früheren Thalloms, dem nunmehrigen hypokotylen Glied, welches durch denselben Vorgang die Kaulomnatur erlangt. —

Hiermit bin ich mit den im Wesentlichen morphologischen Fragen, welche ich mir gestellt, zu Ende; ich kann aber diese Abhandlung nicht schliessen, ohne noch einen Blick zu werfen auf eine physiologische Frage, welche bei der Behandlung jener sich uns allenthalben aufdrängt, nämlich die Vererbungsfrage; und namentlich, ohne

die Ansicht Hansteins über die Vererbung,

welche derselbe im Anschluss an seine Untersuchungen entwikkelt, einer Besprechung zu unterziehen.

Die Erfahrung zeigt uns täglich, und bei jeder embryologischen Untersuchung von Neuem, dass jedes organische Individuum von der Eizelle, d. i. vom Beginn seiner Existenz an einen ganz bestimmten Entwickelungsgang durchläuft, welcher (von den Erscheinungen des Generationswechsels abgesehen) den Entwickelungsprocess seiner Eltern wiederholt, die Gestalt seiner Eltern zum Ziele hat, und nur geringe individuelle Abweichungen zulässt.

Wir finden überdiess, dass dieser ontogenetische Entwickelungsprocess des Individuums eine gedrängte Wiederholung desjenigen phylogenetischen Entwickelungsprocesses ist, welchen wir Grund haben, für denjenigen seiner Species zu halten. Ferner erkennen wir in diesem Process eine grosse Zweckmässigkeit; wir sehen Organe sich bilden, deren Funktion, auf welche sie von vorn herein berechnet sind, erst viel später beginnt.

Bei alledem sind die Ausgangspunkte der embryologischen Entwickelung der verschiedensten Arten einander ausserordentlich ähnlich; denn sie gleichen einander, wie — ein Ei dem andern; auch die äussern Verhältnisse, unter welchen die verschiedensten Embryonen sich entwickeln, sind einander sehr ähnlich; denn die Unterschiede zwischen einem Embryosack eines Apfelbaumes und jenem einer Roggenpflanze sind nicht eben sehr auffallend.

Welches sind nun die Ursachen, welche die Entwickelung jedes solchen Einzelwesens von diesem, mindestens scheinbar den übrigen fast gleichen Ausgangspunkte ab bis in sein spätestes Alter, und bis auf viele Einzelheiten herab als eine gerade solche und keine andere bedingen?

Hanstein bezeichnet als die wichtigste dieser Ursachen den „Eigengestaltungstrieb“, welcher jeder Zelle eines Organismus, im höchsten Masse aber der befruchteten Eizelle eigen sei, und welchen er „eine specielle Erscheinungsform der jetzt vielfach ins Reich des Nichts verwiesenen Lebenskraft“ nennt. Diese Begriffe sind einer doppelten Auffassung fähig. Einerseits kann man darunter ein immaterielles Princip, eine vom Stoffe specifisch verschiedene Pflanzenseele verstehen. Diese Auffassung geräth zwar in eine Reihe metaphysischer Schwierigkeiten, aber sie kann allerdings ebensowenig streng widerlegt, als streng bewiesen werden. Eine andere Frage aber ist, ob diese Hypothese, welche allerdings sehr einfach aussieht, der Wissenschaft etwas nützt? und ich meine, dass dies nicht der Fall ist; denn fragt man nach dem Wesen des so aufgefassten Eigengestaltungstriebes, nach seinen Eigenschaften und seiner Wirkungsweise, so kann man darauf lediglich mit den Erscheinungen antworten, und dazusetzen, dass diese Erscheinungen Wirkungen seien, deren Ursache eben der Eigengestaltungstrieb sei. Man führt also in die Rechnung ein x ein, rechnet damit, als ob es eine bekannte Grösse wäre, und verliert dabei leicht das Bewusstsein, dass dies nicht der Fall ist, oder beruhigt sich dabei, dass diese Grösse unerforschlich sei,

Schreibt man überdiess, wie Hanstein thut, dem Eigengestaltungstrieb zu, dass er „nach physiologischem Nützlichkeitsprincip“ wirke, so muss man entweder diesen Trieb, oder die Lebenskraft, deren Erscheinungsform er ist, für bewusst und intelligent erklären, wozu man sich schwerlich entschliessen wird; oder es entsteht die neue Frage: Wie es dann zu erklären sei, dass dieser Trieb dem Utilitätsprincip gemäss wirke?

Andererseits kann man den Eigengestaltungstrieb auch so auffassen, dass man unter demselben, im Gegensatz zu den äussern Ursachen, eine Summe von inneren Bedingungen, d. i. von Verhältnissen der Atome zu einander und zwischen diesen wirksamen Kräften versteht, welche nach mechanischen Gesetzen die weitere Entwickelung bestimmen, die uns aber nicht, oder nicht genügend bekannt sind. Indess scheint es mir rathsam, auch in diesem Sinne, als Collectivbegriff für eine Anzahl von uns noch unbekannten Verhältnissen und Kräften, die Anwendung von Ausdrücken wie „Lebenskraft“ und „Eigengestaltungstrieb“ zu vermeiden; denn dieselben sind mehr dazu angethan die brennende Frage zu verhüllen, als sie zu lösen. Es ist immerhin besser, das, was wir noch nicht wissen, uns offen einzugestehen, als es hinter einem Worte zu verbergen, welches von Andern leicht für etwas Anderes genommen wird, als wir damit meinen. Hanstein gebraucht übrigens das Wort Eigengestaltungstrieb wahrscheinlich nicht in diesem letztern Sinne; denn er sagt, dass der Eigengestaltungstrieb m i t t e l s t der bekannten atomistischen Kräfte in noch unbekannter Weise den organischen Stoff zu steter Umlagerung veranlasse; es müsste denn sein, dass Hanstein noch überhaupt ganz unbekannte, atomistische Kräfte angenommen, und diese so bezeichnet hätte. Die Unterschiede zwischen zwei Eizellen verschiedener Arten, in welchen die Ursache der späteren Verschiedenheit der Entwickelung gesucht werden muss, können liegen:

a, in deren verschiedener chemischer Zusammensetzung, welche bis in alle Feinheiten uns aufzudecken unsere chemische und namentlich mikrochemische Analyse noch bei Weitem nicht in der Lage ist;

b, in der verschiedenen Anordnung der Moleküle, vielleicht sogar der Atome zu Molekülen, welche wir noch weit weniger kennen, und

c, in der Verschiedenheit derjenigen Bewegungen, in welchen sich die organische Substanz sonder Zweifel bis in ihre kleinsten Theilchen bereits befindet bei der Bildung der Eizelle und bei der Befruchtung. Von diesen Bewegungen, in welchen gerade

das Wesen der organischen Substanz liegt, kennen wir leider bloss die gröbsten Umrisse unter dem Namen der Plasmaströmung, welche man unter Umständen auch an den Theilen, um welche es sich hier handelt, beobachten kann (z. B. am Vorkeim von *Tropaeolum*); und doch sind es jedenfals gerade diese Bewegungen, welche bei den Erscheinungen der Vererbung die Hauptrolle spielen; denn derjenige Vorgang, um dessen Erklärung in Bezug auf das Wie? es sich handelt, nämlich die Entwickelung eines organischen Wesens, ist ja selbst im letzten Grunde nichts Anderes als eine stete Umlagerung der organischen Masse.

Rechnen wir hierzu noch, dass der Einfluss, welchen die Mutterpflanze auf den angelegten Organismus während dessen ganzer embryonaler Entwickelungsperiode namentlich mittelst der Stoffzufuhr ausübt, ebenfalls in diesen drei Beziehungen ein differenter sein kann: so wird das Bild, das wir auch von dem primitivsten Zustande eines Organismus bekommen, complicirt genug, um uns begreiflich erscheinen zu lassen, dass die weitere Entwickelung bereits durch diesen Zustand bedingt sei, und durch das Spiel der in demselben thätig oder latent vorhandenen Kräfte, unter Modification durch äussere Einflüsse, erfolge nach rein mechanischen Gesetzen. Um aber auch nur die einfachste Entwickelung in diesem Sinne vollständig aus ihren Bedingungen verstehen zu lernen, hat die Wissenschaft noch Riesenschritte zu thun, welche nach unsern heutigen Begriffen weit über Menschliches hinaus reichen.

Schliesslich erfülle ich eine tiefempfundene und angenehme Pflicht, indem ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrath Professor Dr. Schenk, welcher nicht nur zuerst mich auf das hohe Interesse aufmerksam machte, welches der in Vorstehendem bebehandelte Gegenstand verdient, sondern auch während der Untersuchungen mir die freundlichste Unterstützung zu Theil werden liess, meinen herzlichen Dank ausspreche.

Erklärung der Figuren.

Die Figuren sind mittelst Prisma gezeichnet. Alle Figuren, bei welchen nicht etwas Anderes besonders bemerkt ist, stellen den optischen medianen Längsschnitt in der Hauptansicht dar.

Die Vergrösserung aller ist $\frac{250}{1}$. Die zur Bezeichnung in den Figuren gewählten Abkürzungen sind die von Hanstein gebrauchten; zu diesen kommen noch hinzu:

kal: Kalyptrogen.
wh: Wurzelhaar, oder dazu bestimmte Zelle.
cu: Cuticula.
g: Zu einer gallertartigen Masse aufgequollene Membran.
ic: Intercellularraum.

Ornithogalum nutans.

1. Vorkeim kurz vor dem Anschwellen der Keimmutterzelle.
2. Meridiantheilung der Keimmutterzelle.
3. Quadrantentheilung derselben.
4. Dermatogen, Periblem und Plerom sind vorläufig geschieden, die Anschlusszelle einmal quergetheilt.
5. Nach einigen unregelmässigen Theilungen.

Leucojum aestivum.

6. Die Umgebung des Vegetationspunktes des Embryo einige Zeit vor der Reife. Schnitt.

Iris Gueldenstaedtiana.

7. Keimling zur Zeit der Dermatogenbildung.

Juncus glaucus.

8. Embryo aus dem reifen Samen.
9. Oberflächenansicht eines solchen von oben.
10. Querschnitt eines solchen in mittlerer Höhe.
11. Beim Beginn der Keimung.
12. Wurzelende, ein wenig später, zur Zeit seines Austrittes aus dem Samen.
13. Dasselbe, später, aber noch vor dem Beginn der Thätigkeit des obern Vegetationspunktes.

14. Dass., während und nach diesem Zeitpunkt, nach bedeutender Längsstreckung und Wachsthum der Wurzel.
15. Die Umgebung des obern Vegetationspunktes nach Anlegung des ersten Blattes (den Kotyledon nicht mitgezählt). Oberflächenansicht.
16. Dass., beim Sichtbarwerden des zweiten Blattes.
17. Dass., später, kurz vor Anlegung des dritten Blattes.

Luzula multiflora.

18. Embryo aus dem reifen Samen. Schnitt. Das Kalyptrogen und die nächst ältere Schicht der Wurzelhaube sind durch das Messer herausgestreift.
19. Querschnitt eines solchen in der Höhe des obern Vegetationspunktes; *sp*: nach innen führende, geschlossene Spalte.
20. Wurzel des Embryo, einige Zeit nach ihrem Austritt aus dem Samen. Schnitt.

Maxillaria crassifolia.

21. Ruhender Embryo.

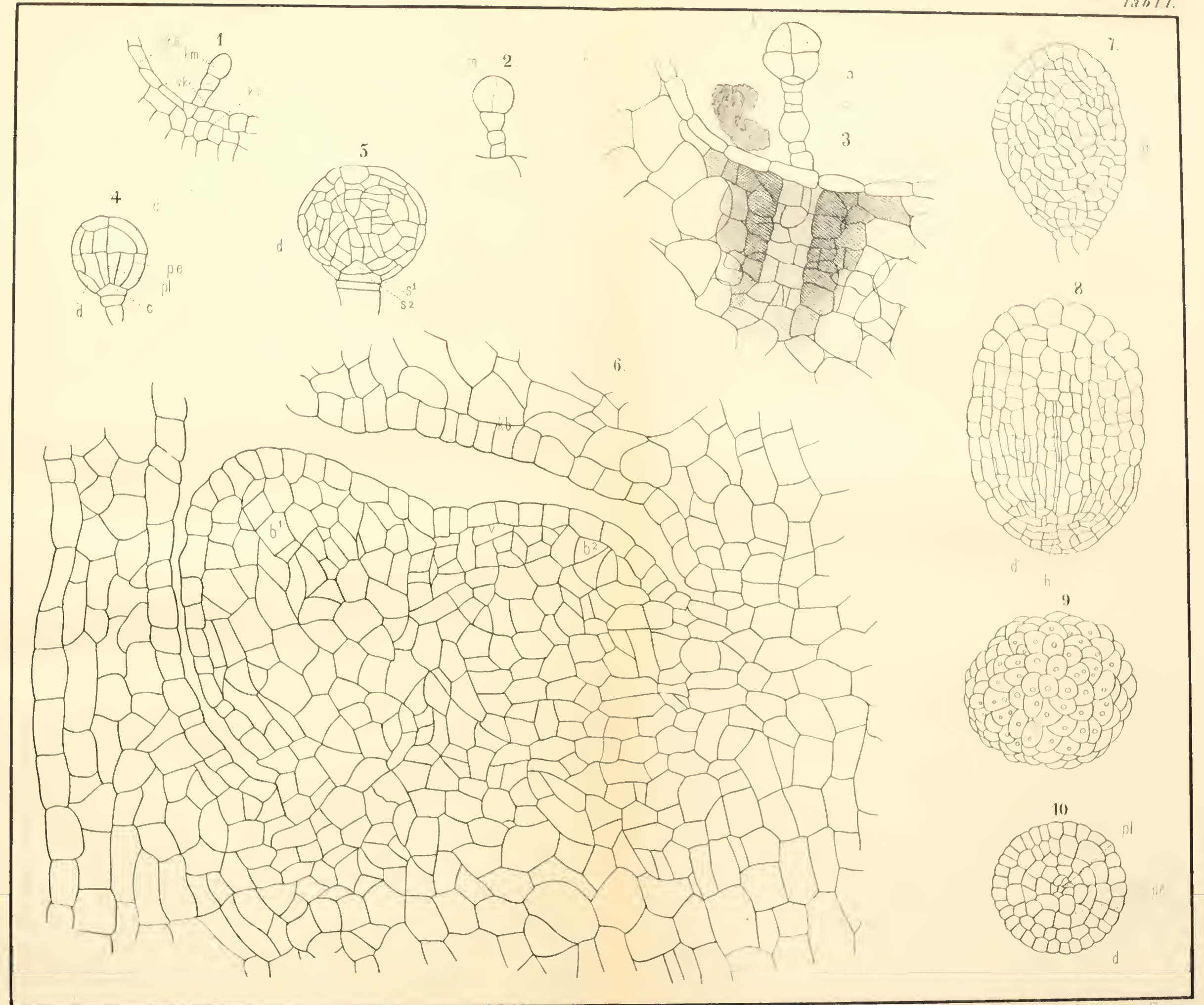
Asclepias Cornuti.

22. Embryo während der ersten Längstheilung der zweiten Keimzelle.
23. Nach den ersten Quertheilungen. Zwölf Halbscheibenzellen.
24. Nach der Dermatogenbildung.
25. Einige Zeit nach dem Beginn unregelmässigerer Theilungen.
26. Kurz vor Anlegung der Keimblätter.
27. Nach Hervorwölbung der Keimblätter.
28. Wurzelspitze kurz vor der Reife, Schnitt.

Oxalis Valdiviensis Bert.

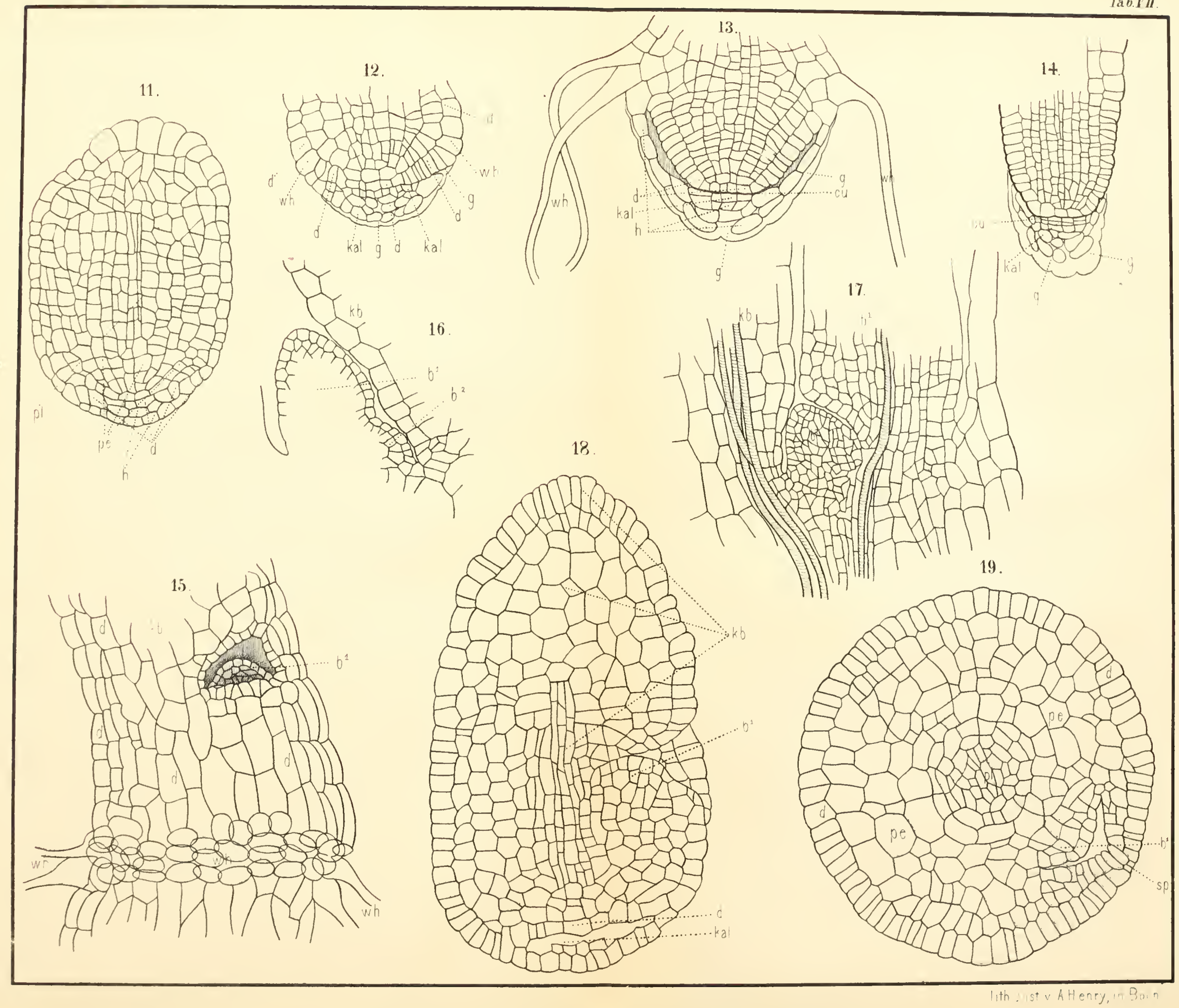
29. Keimling unmittelbar nach der Scheidung von Periblem und Plerom in der obern Hälfte des hypokotylen Theils; die Anschlusszelle noch ungetheilt.
30. Etwas später; auch in der untern Hälfte des hypokotylen Theils ist Periblem und Plerom geschieden, die Anschlusszelle ist quer- und längsgetheilt. —





1–5: Ornithogalum nutans. 6: Leucojum aestivum. 7: Jris Gueldenstaedtiana. 8–10: Juncus glaucus.





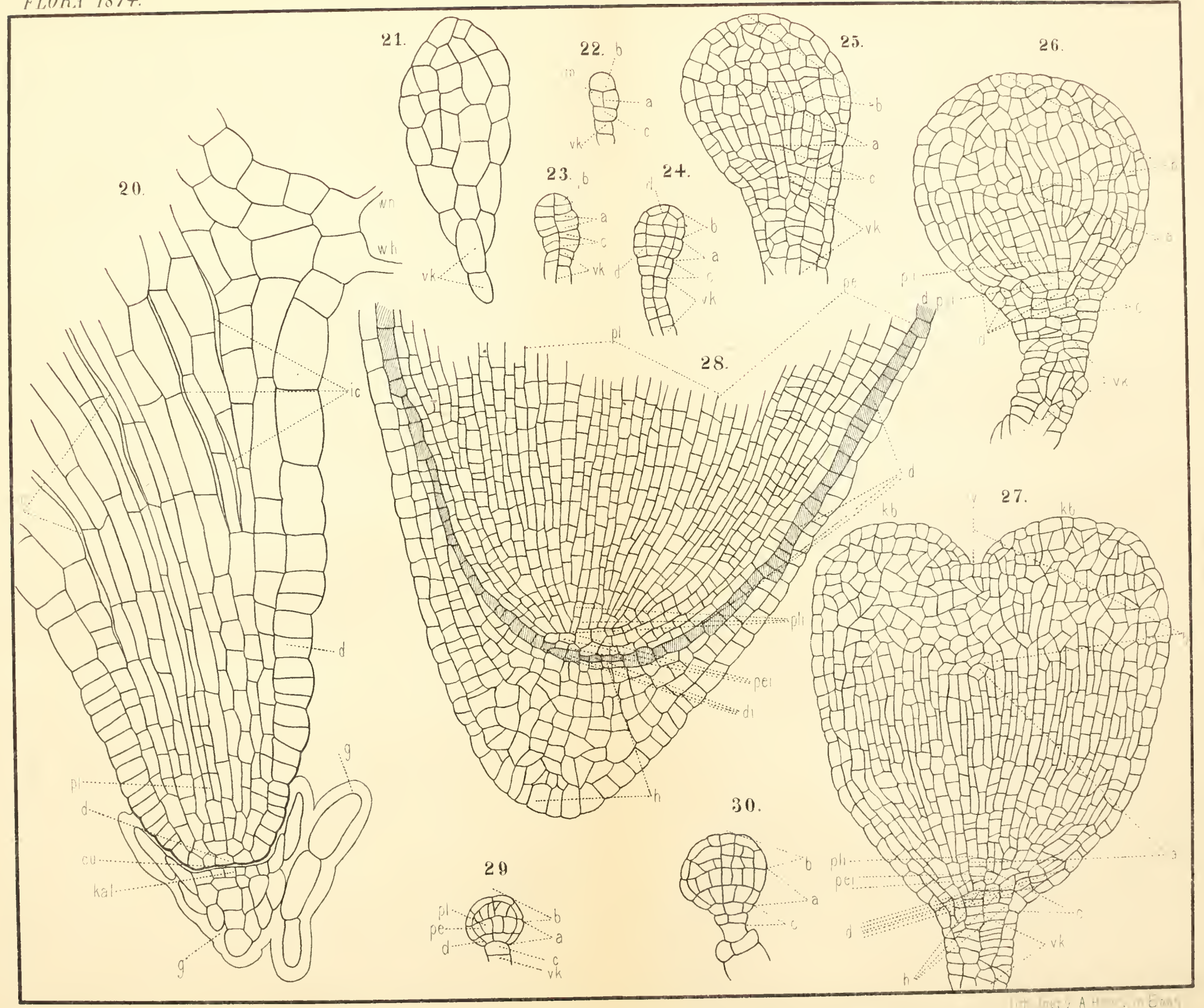
Lith. Inst. v. A. Henry, in Bonn

11–17: Juncus glaucus. 18–19: Luzula multiflora.









20: Luzula multiflora. 21: Maxillaria crassifolia. 22-28: Asclepias Cornuti. 29-30: Oxalis Valdiviensis.







